

ARCHIV FÜR GESCHIEBEKUNDE

Herausgegeben vom *Archiv für Geschiebekunde* des
Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg und
dem *Deutschen Archiv für Geschiebeforschung* des Instituts für
Geographie und Geologie der Ernst Moritz Arndt-Universität Greifswald



Archiv für Geschiebekunde	Band 6	Heft 2	Seite 73-152	Hamburg/Greifswald Mai 2011
------------------------------	-----------	-----------	-----------------	--------------------------------

Kegelförmige organische und anorganische Strukturen in unterkambrischen Sandsteingeschieben Norddeutschlands

Cone-like Organic and Inorganic Structures in Lower Cambrian Sandstone Geschiebes of Northern Germany

René HOFFMANN & Gunther GRIMMBERGER

HOFFMANN R & GRIMMBERGER G 2011 Kegelförmige organische und anorganische Strukturen in unterkambrischen Sandsteingeschieben Norddeutschlands (Cone-like Organic and Inorganic Structures in Lower Cambrian Sandstone Geschiebes of Northern Germany) – Archiv für Geschichtekunde **6** (2): 73-124, 11 Taf., 12 Abb., Hamburg/Greifswald Mai 2011.

Abstract. Here we describe the morphology and ethology of the hitherto known conical trace fossils found in Lower Cambrian glacial erratic boulders (geschiebe) from northern Germany. These traces will be compared with all similar trace fossils reported in the literature. Particular attention is paid to the comparison with inorganic fossil and recent sedimentary structures, which can easily mimic conical trace fossils. The Lower Cambrian conical trace fossils from glacial erratic boulders are mainly representatives of the two Ichnogenera *Monocraterion* and *Conichnus*. Other funnel-shaped Lower Cambrian trace fossils are *Cylindrichnus* and *Rosselia*. However, from observations of the authors both trace fossils are very rare in glacial erratic boulders. Essential is the knowledge of morphologically similar inorganic structures and their formation mechanisms, to avoid a) confusion with them and b) the establishment of supposed "new" ichnogenera.

Key words. Lower Cambrian, geschiebe (glacial erratic boulder), trace fossils, Northern Germany, *Bergaueria*, *Conichnus*, *Cylindrichnus*, *Diplocraterion*, *Dolopichnus*, *Kulindrichnus*, *Laevicyclus*, *Monocraterion*, *Rosselia*

Zusammenfassung. Beschrieben werden die Morphologie und Ethologie der in den unterkambrischen Geschieben Norddeutschlands vorkommenden, bisher bekannten konischen Lebensspuren. Es erfolgt ein Vergleich mit in der Literatur erwähnten ähnlichen Lebensspuren. Besonderes Augenmerk wird auf den Vergleich mit anorganischen fossilen und rezenten Sedimentstrukturen gelegt, die konische Lebensspuren vortäuschen können. Die in den unterkambrischen Geschiebesandsteinen vorkommenden konischen Spurenfossilien lassen sich im Wesentlichen den Ichnogattungen *Monocraterion* und *Conichnus* zuordnen. Weitere unterkambrische Spurenfossilien mit trichterförmiger Morphologie sind *Cylindrichnus* und *Rosselia*, die jedoch nach Beobachtungen der Autoren in Geschieben extrem selten vorkommen. Unerlässlich ist die Kenntnis morphologisch ähnlicher anorganischer Strukturen und ihrer Entstehungsmechanismen, um a) Verwechslungen mit diesen und b) die Errichtung vermeintlicher „neuer“ Ichnogattungen zu vermeiden.

Schlüsselwörter. Unterkambrium, Geschiebe, Norddeutschland, Spurenfossilien, *Bergaueria*, *Conichnus*, *Cylindrichnus*, *Diplocraterion*, *Dolopichnus*, *Kulindrichnus*, *Laevicyclus*, *Monocraterion*, *Rosselia*

1 Einleitung

Bereits mehrfach wurden in der Geschiebeliteratur problematische kegel- bis kreisförmige Spurenfossilien bzw. Problematika aus dem Unterkambrium beschrieben (BRUUN-PETERSEN 1973, BARTHOLOMÄUS 1993, HOFFMANN & STANGE 2005, RUDOLPH

Titelbild (S. 73; Abb. 12) Durch Wind freigelegte rezente Sandkegel im Küstensand, Bakenberg, Mövenort, Insel Rügen, 16.6. 2004, Foto: D. Krausse

2004, SCHUDEBEURS 1969, 1989, SCHÜTZ 1996 u.a.).

Im Folgenden sollen Neufunde und die Ergebnisse einer eingehenden Bearbeitung und Literaturrecherche vorgestellt werden. Dabei wird die Gelegenheit genutzt, alle den Autoren bekannt gewordenen unterkambrischen kegelförmigen Spuren und andere ähnliche Problematika mit z.T. anderer Stratigraphie zu diskutieren.

Die hier neu vorgestellten Spurenfossilien stammen ausschließlich aus dem unterkambrischen Balka-Quarzit.

Die einfache Morphologie der Spuren und das Fehlen spezifischer Merkmale führten bisher zu recht unterschiedlichen Deutungen.

Zum Einen wurden sie als Sandkegel, und damit eine anorg. Entstehung implizierend, z.B. durch DEECKE 1906, ANDRÉE 1912, STEHMANN 1934 oder BARTHOLOMÄUS 1993 und zum Anderen als cone-in-cone-Strukturen (BRUUN-PETERSEN 1973) mit möglicher organischer Entstehung beschrieben.

Die anorganische Entstehung wurde bereits durch HANSEN 1936 angezweifelt, jedoch konnte dieser nicht zu Klärung der Entstehung beitragen. Zum ersten Mal wurde durch BRUUN-PETERSEN 1973 der interne Aufbau der „conical structures“ genau beschrieben. Durch die Bearbeitung von BRUUN-PETERSEN 1973 konnte die organische Entstehung der „Kegelsandsteine“ von Bornholm aufgedeckt werden, eine Ansicht, die auch von den Autoren vertreten wird. Einen Überblick über die frühen Interpretationen zu diesen Spuren lieferte BRUUN-PETERSEN 1973. In der Regel werden heute ringförmige oder kegelförmige Spuren den Ichnogattungen *Bergaueria*, *Conichnus* oder *Monocraterion* zugeschrieben bzw. eine systematische Zuordnung mit der Bezeichnung als „Sandkegel“, „Kegelsandstein“ oder „Sandtrichter“ vermieden. Bisher sind die kegelförmigen Spurenfossilien nur von Bornholm (DEECKE 1906, HANSEN 1936, HOLST 1893, STEHMANN 1934) und aus Geschieben bekannt. HADDING 1929, der die prä-quartären Sedimente Schwedens z.B. von Brantevik (Südschweden) monographisch überaus detailliert bearbeitete, beschreibt den Hardeberga-Sandstein als frei von Fossilien und Spuren. Entweder kannte HADDING diese kegelförmigen Spuren nicht, hatte sie übersehen oder sie kommen nicht in den gleichaltrigen Sedimenten Südschwedens vor (Brantevik liegt lediglich ca. 90 km nördlich der Fundpunkte auf Bornholm). Möglicherweise sind die kegelförmigen Spuren in ihrer Verbreitung auf das Gebiet von Bornholm begrenzt, denn auch LINDSTRÖM & STAUDE 1971 und auch HAMBERG 1991 gaben in ihren lithologischen Beschreibungen der unterkambrischen Sandsteine Südschwedens keine Hinweise auf die kegelförmigen Strukturen.

Die bisher älteste, den Autoren bekannte, Erwähnung der Spuren aus dem Unterkambrium Bornholms geht zurück auf JOHNSTRUP (1882 und 1891) fide (DEECKE 1906, ANDRÉE 1912) - jedoch blieb eine Deutung zur Entstehung seinerzeit unversucht. DEECKE 1899 (aus: ANDRÉE 1912) führte die Entstehung der Kegel auf Druckwirkungen „ähnlich wie die Tutenmergel“ zurück und lag mit diesem ältesten bekannten Deutungsversuch aus heutiger Sicht deutlich daneben.

Interessanterweise sind die hier vorgestellten unterkambrischen Strukturen 1935 Bestandteil einer heftigen Auseinandersetzung zwischen STEHMANN und HANSEN über die Geologie Bornholms geworden. In deren Verlauf warf HANSEN 1935 STEHMANN vor, die anorganischen Kegel als Leitfossilien für dessen mittleren Nexø-Sandstein zu betrachten. HANSEN 1935: 257 führte jedoch Kegel auch aus jüngeren Ablagerungen bei Aspegaard ins Feld. STEHMANN (1935: 260) äußerte, dass die Kegel oft mit *Monocraterion* verwechselt werden und diese Vorkommen noch genauer zu untersuchen wären - ein Sachverhalt, der später in der vorliegenden Arbeit auch noch auf-

gegriffen wird. Hingewiesen wird an dieser Stelle lediglich darauf, dass Spurenfossilien auf Grund ihrer in vielen Fällen sehr großen stratigraphischen Reichweite nur ausnahmsweise als Leitfossilien fungieren können, wie z.B. *Cruziana* (SEILACHER & al. 2002) und anorganische Bildungen für stratigraphische Zwecke gänzlich auszuschließen sind.

2 Abiogene Sedimentstruktur oder Spurenfossil – Hilfe zur Bestimmung

Spurenfossilien können in Sedimenten immer und überall auftauchen, genauso wie die anorganisch entstandenen Marken bewegter Objekte im Wasser oder andere abiogen entstandene Sedimentstrukturen. Je einfacher sich die Morphologie einer Sedimentstruktur gestaltet, desto schwieriger ist in der Regel die sichere Zuordnung in eine der beiden Kategorien (biogene oder abiogene Entstehung, siehe dazu auch HÄNTZSCHEL 1958 am Beispiel Oktokoralle oder Lebensspur). Häufig kommen Spurenfossilien in Bereichen vor, in denen Körperfossilien fehlen, dies trifft in besonderem Maße für unterkambrische Sedimente zu, da zur dieser Zeit nur wenige Organismen überlieferungsfähige Hartteile bildeten. Somit sind Spurenfossilien oft die einzigen Nachweise für die Anwesenheit von Organismen, die uns helfen können, palökologische Aspekte bestimmter kambrischer Ablagerungsräume zu rekonstruieren. Es ist also ganz besonders wichtig, biogene von abiogenen Strukturen unterscheiden zu können.

Einige Kriterien, die im Folgenden aufgeführt sind, mögen helfen, die biogene Natur dubioser Strukturen zu erkennen. Sichere Hinweise auf die biogene Natur sind die Ähnlichkeit mit einem Körperfossil oder bestimmten Körperteilen, einheitliche Dimensionen und Kontinuität der Struktur, einheitliche Größen komplexerer Strukturen (Ausnahme: Tektogramme, siehe SEILACHER 2007) die fehlende Einregelung, regelmäßig wiederkehrende Muster, Lining, besondere randliche Strukturen röhrenförmiger Gebilde, Spreiten, Stopfgefüge, Kotpillen in Wandungen, organische Reste in den Strukturen, Farbunterschiede zwischen Struktur und umgebenden Sediment, feine morphologische Details, Erhaltung in vollem Relief (z.B. freistehende Röhren) und die Assoziation mit Körperfossilien (meist am Ende der Spur z.B. *Limulus* von Solnhofen: PICKERILL 1994).

Fossile nicht-biogene Strukturen können unter anderem durch Ähnlichkeiten mit rezenten anorganischen Strukturen z.B. Wellenrippeln und diagenetischen Strukturen wie Konkretionen erkannt werden. Ebenfalls sind eine starke Variabilität der Dimensionen, Diskontinuitäten der Struktur und uneinheitliche Größen komplexerer Strukturen, unregelmäßige geometrische Muster oder Einregelung gute Erkennungskriterien abiogener Strukturen. Auch offensichtliche Mineralverdrängungen oder Pseudomorphosen, z.B. durch Halit, gehören hierher, da diese bereits häufiger als fossile Medusen Eingang in die Literatur gefunden haben (siehe KEUPP 2008).

Übertragen auf die hier zu diskutierenden Spurenfossilien können folgende Kriterien für eine biogene Entstehung angeführt werden: regelhafte Ausbildung konzentrischer Ringe um ein Zentrum, Ringe mit gleichbleibender Dicke und gleichbleibendem Abstand zu weiteren Ringen, einheitliches Größenspektrum von wenigen cm und Böschungswinkel von zum Teil 80-90°. Meeressedimente können nur bis etwa 25° geneigt werden, ehe diese zu rutschen beginnen, so dass derartig steile Winkel auf eine Entstehung im Sediment mit zusätzlicher Stabilisierung der Wandung, in der Regel durch Schleim, hindeuten. Weitere Kennzeichen einer biogenen Entstehung

sind das Abbiegen der Schichten an der Grenze Spur/Sediment – (dies entsteht bei Anlage einer Spur nachträglich im Sediment), eine gleichmäßige Verjüngung der Trichter nach unten und z.T. ein feines Lining mit Tonmineralen.

Im *Journal of Sedimentary Research* erschien 2003 der Artikel von BUCK & GOLDRING, in dem sich die beiden Autoren exklusiv mit der Entstehungsfrage konischer Sedimentstrukturen auf Basis eigener Experimente beschäftigten. Es wurden die sieben häufigsten Prozesse, die zu solchen Strukturen führen können, vorgestellt. Darunter sind Kollapsstrukturen über vorher angelegten Gängen im Sediment, in die das darüber liegende Sediment nachrutschte, Auf- oder Abwärtsbewegungen von Organismen, Equilibria, Ausgüsse von Coelenteratenbauten, sowie Entwässerungs- und Entgasungsstrukturen. BUCK & GOLDRING 2003 wiesen darauf hin, dass die Strukturen zunächst zerteilt werden müssen, um nach Beurteilung des internen Aufbaus entscheiden zu können, ob die Struktur biogen oder abiogen entstanden ist. Es wurden von den Autoren hilfreiche Kriterien zur Unterscheidung von Kollapsstrukturen, Bewegungsspuren und Grabbauten gegeben. Erste vergleichende Experimente dieser Art wurden bereits von SCHÄFER 1956 im Rahmen seiner berühmten aktualäontologischen Studien durchgeführt.

Eine weitere Möglichkeit, konische Strukturen zu erzeugen, stellt das Bohren dar. VINN & WILSON 2010 beschrieben jüngst solche großen, konischen Bohrspuren aus Unter-Mittelordovizischen Hartgründen Nordestlands. Dabei wurden von dem erzeugenden Organismus auch Trilobitenfragmente durchbohrt und die Schichtung messerscharf abgetrennt, ohne Schichtabbiegungen zu erzeugen. Die resultierenden trichterförmigen Lebensspuren haben in Form und Größe durchaus Ähnlichkeit mit Spuren vom Typ *Conichnus*.

Wie wichtig es ist, zwischen Fossil und Spurenfossil bzw. Marke unterscheiden zu können, zeigt auch die Diskussion um das vermeintliche *Skolithos*-Tier (TROPPEZ 1986, 1989, 2010; REICH 2001). Die genannten Arbeiten machen auch sehr deutlich, dass Spuren und Marken keinesfalls isoliert von den ökologischen Bedingungen im ehemaligen Bildungsraum betrachtet werden dürfen. Bereits die Überlegung, wie ein verendeter, wurmähnlicher, weichkörperiger Organismus oder sein Abdruck in einem küstennahen, gut durchlüfteten klastischen Sediment in Lebensstellung (!) als dreidimensionaler Sandzylinder (!) erhalten bleiben soll, würde eine weitere Diskussion des „*Skolithos*-Tieres“ überflüssig machen (vgl. z.B. Taf. 10 Fig. A dieser Arbeit). Ähnliche Diskussionen gab es zu *Astropolithon* (PICKERILL & HARRIS 1979, SEILACHER 1995), das zunächst als Pflanzenrest (DAWSON 1878), dann als biogene Struktur von DAWSON beschrieben und 100 Jahre später als spezielle Form eines Sandvulkans erkannt wurde (PICKERILL & HARRIS 1979, SEILACHER 2007; siehe auch Abschnitt *Astropolithon*). Ein letztes Beispiel bezieht sich auf *Conostichus broadheadi* – eine Spur, die zunächst als Alge oder Körperfossil beschrieben, seit der Arbeit von PFEFFERKORN 1971 aber klar als Spurenfossil identifiziert und seither als solches akzeptiert ist. PFEFFERKORN (1971: 888) gab eine Auflistung aller Interpretationsansätze zu diesem Spurentaxon.

3 Material und Methoden

Insgesamt liegen 18 Exemplare des unterkambrischen Balka-Sandsteins mit trichterförmigen Spuren vor. 10 Stücke befinden sich in der Sammlung GRIMMBERGER, sieben Stücke in der Sammlung HOFFMANN und ein Exemplar in der Sammlung STANGE.

Die häufigsten Funde stammen von Rügen (Sellin, Lohme, Wissower Klinken). Ein Exemplar stammt von Bornholm (Lokalgeschiebe, Sammlung HOFFMANN, leg. J. KALBE) und zeigt die bisher dichteste Besiedelung. Für die Auswertung des internen Aufbaus wurden insgesamt vier Stücke gesägt und poliert. Drei Stücke wurden parallel zur Längsachse und ein Exemplar quer zur Längsachse der Spuren gesägt.

Sammlung GRIMMBERGER:

Nr. 1685, Binz, Rügen: abgerollter, grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 14x6x9 cm, mit Resten von vier Trichtern, mehrere Trichterstrukturen, cone-in-cone-Strukturen, ca. 4,5 cm hoch, max. Ø 3 cm, kein zentraler Schacht sichtbar, Grenze Spur/Sediment wird von scheinbar größerem Sediment gebildet.

Nr. 2816, Lohme, Rügen: abgerollter, grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 15x10x5 cm, zwei Trichter mit cone-in-cone-Struktur, kein zentraler Schacht sichtbar, Außenschicht offenbar aus größeren Sandkörnern, ein Trichter oval, größter Ø 5 cm, Höhe 5 cm, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung.

Nr. 5075, Sellin, Rügen: grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 15x8x5, ein Trichter von ca. 5 cm Höhe, 2,5 cm Ø und zentralem Schacht von ca. 2 mm Dicke, beides bis auf Unterseite reichend, eindeutig *Monocraterion*. Deutlich erhalten ist ein Trichter, undeutliche Reste mehrerer weiterer, gekappter Trichter und *Skolithos*-artiger Röhren sind ebenfalls im Sediment sichtbar, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung.

Nr. 1128, Sellin, Rügen: grauer Sandstein, Abmessungen: 13x5x3cm, ein Trichter an Oberseite mit 3 cm Ø, an Unterseite 2,5 cm Ø, 3 cm hoch (gekappt), keine internen Strukturen erkennbar, Wandung pyritisiert, Sedimentstrukturen an der Grenze Spur/Sediment nicht sicher beurteilbar, Schichtabbiegungen nicht sichtbar (Taf. 9 Fig. C).

Nr. 5793, Glowe, Rügen: abgerollter, grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 11x11x6 cm, mit Resten von fünf Trichtern, das Sediment in den Trichtern wirkt teilweise bioturbat, Trichter ca. 5 cm hoch, Ø 2 cm, Trichter zeigt cone-in-cone-Strukturen, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung.

Nr. 5635, Sellin, Rügen: stark abgerollter, grau-weißer Quarzit, Abmessungen: ca. 12x9x9 cm, mit Rest eines stark erodierten Trichters von ehemals ca. 5 cm Ø und 9 cm Höhe, cone-in-cone-Strukturen, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung.

Nr. 5130, Sellin, Rügen: grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 25x12x13 cm mit großer Trichterstruktur von 7,5 cm Ø, auf Unterseite des Geschiebes Struktur in gleicher Größe, Zusammenhang aber nicht eindeutig, da an der Seite nicht angeschnitten sowie merkwürdigem "Doppeltrichter" von 7,5 cm Länge und "Wandung" von ca. 8 mm Dicke, Schichtungsformen an der Grenze Spur/Sediment nicht sicher beurteilbar, da Spur komplett im Gestein steckend.

Nr. 5494, Glowe, Rügen: grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 20x16x8 cm, vier Trichter bis 4,5 cm Ø, sowohl an Ober- als auch Unterseite sichtbar, cone-in-cone-Strukturen, kein zentraler Schacht sichtbar, Grenze Trichter/Sediment unscharf.

Nr. 5145, Müsselfin b. Jarmen: grobkörniger, grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 19x19x11 cm, mehrere große Trichter bis 5 cm Ø, cone-in-cone-Strukturen, zentraler Schacht nicht sichtbar, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung.

Nr. 1515, Dwasieden, Rügen: grobkörniger, grau-weißer Quarzit, teils auch rötlich verfärbt (Oberfläche), Abmessungen: 23x15x9 cm, sechs Trichter mit sekundärer Färbung, vermutlich die cone-Strukturen nachzeichnend, zentraler Schacht nicht sichtbar, Trichter zwischen 4,5 und 2,5 cm Ø, Grenze Trichter/Sediment unscharf (Taf. 4 Fig. C)

Nr. 871a/b, Glowe, Rügen: Teile eines kastenförmigen Geschiebes des unterkambrischen *Mobergella*-Sandsteins mit Lebensspur *Rosselia* isp., durch Spaltung des Geschiebes im Längsbruch sichtbar, Höhe der Spur 6½ cm (Taf. 6 Fig. E).

Sammlung HOFFMANN:

Nr. 030399, Sellin, Rügen, schwach abgerollter, grau-bräunlicher Quarzit, grobkörnig, schlecht sortiert, Abmessungen: 30x21x17 cm, sechs Trichter, ohne cone-in-cone-Strukturen, größte davon ca. 17 cm hoch, gekappt, Ø ca. 8,5 cm, erscheint durch die randliche Lage leicht oval, ohne zentralen Schacht, undeutlicher interner Aufbau, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (Taf. 5 Fig. A-E).

Nr. 200310, Lohme, Rügen: stark abgerollter, grau-weißer Quarzit, Innen teils bräunlich verfärbt, schlecht sortiert, Abmessungen: 15x10x18 cm, vier Trichter, cone-in-cone-Strukturen, größte davon ca. 8 cm hoch, Ø ca. 6 cm, ohne zentralen Schacht, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung, parallel zur Längsachse gesägt und poliert (leg. GRIMMBERGER, Taf. 1 Fig. A-D).

Nr. 300410, Sellin, Rügen: stark abgerollter, bräunlich-grauer Quarzit, innen teils weiß-grau und gelb-braun verfärbt, grobkörnig, Abmessungen: 20x15x8 cm, vier Trichter mit cone-in-cone-Strukturen, größte davon 8 cm hoch, gekappt, Ø 6 cm, ohne zentralen Schacht, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung, parallel zur Längsachse gesägt und poliert (leg. GRIMMBERGER, Taf. 2 Fig. A-C).

Nr. 280310, Sellin, Rügen: stark abgerollter grau-brauner Quarzit, innen grau-weiß und bräunlich verfärbt, schlecht sortiert, Abmessungen: 18x17x8 cm, vier Trichter gekennzeichnet durch grobkörniges Sediment, ohne zentralen Schacht, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung, quer zur Längsachse gesägt und poliert (leg. GRIMMBERGER, Taf. 6 Fig. A-D).

Nr. 010510, Lohme, Rügen: abgerollter grau-weißer Quarzit, Abmessungen: 18x16x13 cm, sechs Trichter mit cone-in-cone-Strukturen, größte davon 10 cm hoch, Ø etwa 6 cm (durch randliche Lage nicht exakt erfassbar), größter Ø 7.5 cm, ?zentraler Schaft, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. GRIMMBERGER, Taf. 8 Fig. B, E).

Nr. 110404, Dwasieden, Rügen: abgerollter weiß-grauer Quarzit, teilweise leicht bräunlich, Abmessungen: 20x17x15 cm, sieben Trichter mit cone-in-cone-Strukturen, größte davon ca. 11 cm hoch, Ø ca. 4 cm, ?zentraler Schaft, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. GRIMMBERGER).

Nr. 060810, Sose Odde, Bornholm: abgerollter rötlich-brauner Quarzit, Abmessungen: 25x17x8 cm, 12 Trichterstrukturen, cone-in-cone-Strukturen, größte davon ca. 9 cm hoch, gekappt, Ø 5 cm, teilweise sehr breite Ringe, zentraler Schaft, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. KALBE, Taf. 9 Fig. A-B).

Nr. 250109, Zarrentin bei Jarmen: abgerollter weiß-grau-gelblicher Quarzit, teilweise mit erkennbarer Schrägschichtung, Abmessungen: 16x9x7,5 cm, 1 Trichter, mit cone-in-cone-Strukturen, Ø 2,5 cm, zentraler Schaft vorhanden, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. GRIMMBERGER, Taf. 7 Fig. A, C, E).

Nr. 220810, Müssetin bei Jarmen, abgerollter weiß-grauer Quarzit, mit gut erkennbarer horizontaler Schichtung, Abmessungen: 13x10,5x6,5 cm, 16 relativ kleine Trichter erkennbar, größter Ø knapp 2 cm, zentraler Schaft vorhanden, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. GRIMMBERGER, Taf. 7 Fig. B, D, F).

Nr. 111101, Müssetin bei Jarmen, abgerollter weiß-grau-bräunlicher Quarzit, ohne erkennbare Schichtung an der Oberfläche, Abmessungen: 8,5x7,5x8 cm, 11 relativ kleine Trichter, teilweise mit zentraler Röhre, auf der Schichtoberfläche erkennbar, größter Ø 1.5 cm, zentraler Schaft vorhanden, Grenze Spur/Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung (leg. GRIMMBERGER, Taf. 8 Fig. A, C, D).

Nr. 240307, Lubmin b. Greifswald, abgerollter weiß-gelblicher, violetter Sandstein, ohne erkennbare Schichtung, Teile von Gobsandlagen erhalten, Abmessungen: 19x12x12 cm, violett gefärbte *Skolithos*-Röhren und unregelmäßig verteilte ringförmige Strukturen, Ø 2,5 cm (leg. GRIMMBERGER, Taf. 9 Fig. D-E).

Sammlung RUDOLPH:

Nr. 7042, Kreuzfeld b. Malente, Ostholstein, abgerollter weiß-grauer Quarzit, mit auffällig bräunlicher Färbung um die konische Struktur, ein Trichter, Schichtung nicht erkennbar, Abmessungen: 12,5x10x6 cm, Ø des Trichters 4,5 cm bei 10 cm Länge (Taf. 4 Fig. A-B).

Sammlung STANGE:

Nr. R860, Wissower Klinken: abgerollter grau-weißer Quarzit, innen teils weiß, grau, gelb und braun verfärbt, Abmessungen: 20x9x11 cm, vier Trichter, größte davon 9 cm hoch, gekappt, Ø ca. 6 cm, ohne zentralen Schacht, undeutlicher interner Aufbau, Grenze Spur/ Sediment mit nach unten abgebogener Schichtung, parallel zur Längsachse gesägt und poliert (Taf. 3 Fig. A-E).

4 Lithologie

Bis in die Anfangszeit der 30er Jahre des 20ten Jahrhunderts wurde nach Kenntnis der Autoren der Balka-Quarzit noch nicht explizit vom Nexø-Sandstein unterschieden. HANSEN 1936 teilte den unterkambrischen Nexø-Sandstein zunächst in verschiedene Schichtglieder auf. Die unteren, roten Bereiche wurden als kontinentale die oberen Bereiche (der heutige Balka-Quarzit) als marine Ablagerungen gedeutet. Bei POULSEN 1966 ist der Balka-Quarzit deutlich als überlagernde Einheit vom Nexø-Sandstein abgegrenzt. Diese Einteilung hat bis heute Bestand.

Nach HAMBERG (1991: 257, Abb. 2) erreicht die Nexø-Formation auf Bornholm im Liegenden der Hardeberga-Formation eine Gesamtmächtigkeit von etwa 100 m. Wohingegen die Hardeberga-Formation in Südschweden direkt auf dem proterozoischen Basement aufliegt. Die quarzitischen Schichten der Nexø-Formation sind recht verschiedenartig ausgebildet. Die Mehrheit bilden helle, reine Quarzite, einige können auch grau bis fast schwarz sein und neben Tonfasern auch organisches Material enthalten. Seltener sind durch Glaukonit grünlich verfärbte Sandstein-Varianten (POULSEN 1966).

Zeitgleich mit dem Balkaquarzit auf Bornholm wurde in Schweden der Hardeberga-Quarzit abgelagert. Beide Gesteine sind stratigraphisch in die *Mobergella*-Zone des unteren Kambriums einzuordnen (POULSEN 1966: 118) und gehören zur Hardeberga-Formation, die auf Bornholm insgesamt etwa 120 m mächtig ist (HAMBERG 1991: 257). Die Hardeberga-Formation wird nach HAMBERG 1991 sowohl für Südschweden als auch für Bornholm von der Basis zum Top in vier Member unterteilt: Lunkaberg, Vik, Brantevik und Tobisvik Member). Davon sind die ersten 15-25 m nichtmarine Ablagerungen (Lunkaberg Member), gefolgt von drei marinen jeweils 30-50 m mächtigen Sequenzen (HAMBERG 1991). Der Balka- und Hardeberga-Quarzit gehören nach der Einteilung von HAMBERG 1991 in das Brantevik-Member. Überlagert wird die Hardeberga-Formation in Südschweden von der Norretorp-Formation und auf Bornholm von der Læså-Formation des obersten Unterkambrium (HAMBERG 1991). Eine etwas andere Gliederung des Unterkambrium von Südschweden gaben LINDSTRÖM & STAUDE 1971.

Ausgehend von den unterkambrischen Ablagerungen rund um Simrishamn (SO-Schonen) wurden insgesamt sechs Formationen (drei davon mit neuen Namen belegt) von LINDSTRÖM & STAUDE 1971 vorgeschlagen. Die Formationen sind von alt nach jung: Lunkaberg, Vik, Brantevik, Hardeberga, Norretorp und Rispebjerg. Der Formationsbegriff scheint durch LINDSTRÖM & STAUDE 1971 nicht im heute gültigen

lithostratigraphischen Sinn gebraucht worden zu sein, da alle Formationen nach Sandsteinen benannt und z.T. nur sehr geringmächtig ausgebildet sind, z.B. Formation 3: Brantevik-Glaukonit-Sandstein mit 3 m Gesamtmächtigkeit oder die Rispebjerg-Formation mit nur 1 m mächtig, die somit kaum kartierbar sind (LINDSTRÖM & STAUDE 1971). Insgesamt erreicht der Balka-Quarzit auf Bornholm eine Mächtigkeit von 60-80 m (POULSEN 1966, SCHULZ 2003). Der basale Teil dieser Serie ist konglomeratisch ausgebildet. Erst zum Top des Balka-Quarzits finden sich Spurenfossilien (*Skolithos*, *Monocraterion*, *Diplocraterion* und *Tigillites*).

Bereits STEHMANN 1934 und HANSEN 1936 erwähnten mehrfach Lebensspuren aus den Quarziten: "Wurmbauten von *Arenicoloides* und *Skolithus errans*" von der Lokalität Hundsemyre (HANSEN 1936: 103; *Lepocraterion* STEHMANN 1934: 15-16, 19). Kegelbildungen finden sich südlich des Aakirkebakke, dort Wechsellagerung von schwarzen, grauen und weißen Quarziten, wobei Kegel nur in rein quarzitischen Gesteinen auftreten (HANSEN 1936: 127) sowie an der Læså und Grødby Aa (Lokalität 93) und südlich von Egbygaarde (Lok. 148 nach HANSEN 1936).

Bekanntester Aufschluss im Balka-Quarzit ist der Steinbruch Strøby südwestlich von Åkirkeby. Von dort beschrieben kürzlich BROMLEY et al. 2010 neben den bekannten Wellenrippeln auch die Abdrücke fossiler Quallen. Durch eine Verwerfung stößt dort der Balka-Quarzit direkt auf den Bornholmschen Gneis (HANSEN 1977)

Das Sandstein selbst ist grob gebankt und teilweise eisenschüssig, was eine rostbraune Verfärbung zur Folge hat. Häufig finden sich als Interngefüge Kleinrippeln, die auf eine flachmarine Bildung hindeuten. In diesem Zusammenhang spielt die Körnung eine wichtige Rolle. Der Balka-Quarzit besteht nahezu zu 98% aus Quarzkörnern, die mäßig sortiert und mäßig gerundet sind. Beide Charakteristika geben einen Hinweis darauf, dass die Körner vor deren Ablagerung nicht sehr weit transportiert wurden. Die Kleinrippeln und die teilweise recht groben Sandkörner hingegen weisen auf ein relativ starkes Strömungsmilieu im subtidalen Bereich hin.

Im Hangenden des Balka-Quarzits folgen dann die "Grünen Schiefer" (POULSEN 1966).

5 Spureninventar und anorganische Bildungen aus unterkambrischen Sandsteinen

Hier werden alle in Betracht kommenden Spuren, aber auch anorganische Bildungen mit ring-, kegel- oder trichterförmiger Morphologie ausführlich beschrieben und miteinander verglichen. Von den etwa 40 zurzeit bekannten unterkambrischen Spurengattungen (CRIMES 1977) kommen, basierend auf HÄNTZSCHEL 1975 (Treatise), auf den ersten Blick lediglich neun Gattungen in die engere Wahl. Diese neun Ichnogattungen (*Bergaueria*, *Conichnus*, *Cylindrichnus*, *Diplocraterion*, *Dolopichnus*, *Kulindrichnus*, *Laevicyclus*, *Monocraterion* und *Rosselia*) werden mit ihren gültigen Definitionen und ergänzenden Anmerkungen vorgestellt.

Ziel ist es, Charakteristika für jeden Spuren-Typus herauszuarbeiten, um so zukünftige Bestimmungen zu erleichtern und die Zugehörigkeit der hier vorgestellten Spuren möglichst zweifelsfrei vornehmen zu können.

Körperfossilien mit ringförmiger Morphologie, wie etwa die von Medusen (*Cyclomedusa*, *Nimbia*, *Tirasiana*) erzeugen nur oberflächliche Strukturen. Diese so erzeugten Reliefs lassen sich nicht durch die Sedimentschichten hindurchverfolgen, wie es bei Spurenfossilien häufig der Fall ist. Dies gilt auch für die Medusen *Nimbia* und *Tirasi-*

ana mit zentraler Aufwölbung, welche eine zentrale Röhre, wie sie typisch für *Mono-craterion* ist, vortäuscht (CRIMES & MCILROY 1999).

Hingewiesen wird darauf, dass die gegebenen Abmessungen der Trichter (Kap. 3) nicht die tatsächliche maximale Größe der Strukturen wiederspiegeln. Grund dafür ist die in der Regel bruchstückhafte Erhaltung des Schichtverbandes und der darin enthaltenen Spuren, welche dann gekappt sind. Dies bedeutet, dass die Spuren in der Regel ursprünglich größer waren als hier angegeben. Auch den Umstand, dass viele Geschiebe zusätzlich stark erodiert sind, wodurch Teile der Spuren ebenfalls unwiederbringlich verloren gegangen sind, gilt es zu berücksichtigen.

Häufig werden als mögliche Erzeuger der hier diskutierten Spurentaxa Seeanemonen (Ceriantharia) angegeben. Diese können, wie SHINN 1968 nach Experimenten berichtete, ihre Körperform extrem variabel gestalten und allein eine Körperlänge von bis zu 100 cm erreichen (HYMAN 1940 – in: CHAMBERLAIN 1971). Dieser Tatbestand, zuzüglich der Beobachtung, dass Seeanemonen ihr Verhalten je nach dem Grad der Sedimentation verändern können, erklärt die Tatsache, dass ihre Spuren für eine hohe morphologische Variabilität prädestiniert sind. Dem wird mit der Dokumentation der zusammengetragenen Funde Rechnung getragen.

Bergaueria PRANTL, 1945: 50

Typusart: *Bergaueria perata* PRANTL

Synonym: *Alpertia* ORLOWSKI & RADWANSKI, 1986: 238

Beschreibung: Hierunter werden zylindrische oder taschenförmige Protrusionen mit glatten Wänden und einem leicht unterschiedlichem Längen/Durchmesser-Verhältnis (im Folgenden L/D-Verhältnis) verstanden, wobei die Länge den Durchmesser übertrifft oder mit diesem identisch ist. Gewöhnlich sind die Spuren zwischen 2-4 cm lang. Das untere Ende ist gerundet mit schwacher, zentraler Depression (Abb. 1). Diese wird bei einigen Formen von 6-8 radial angeordneten Tuberkeln umgrenzt. Andere Formen zeigen biradial-symmetrische Eindrücke. Gewöhnlich zeigt der interne Bereich keine Strukturierung (PEMBERTON & al. 1988).

Ethologie: Es handelt sich hierbei vermutlich um Ruhespuren von Suspensionsfressern (Coelenterata/Hohltiere – Anthozoa vermutete bereits PRANTL (1946: 3) als Verursacher der Spur) möglicherweise aus der Gruppe der Actinier/Seeanemonen stammend (ARAI & MCGUGAN 1968, 1969, ALPERT 1973, HÄNTZSCHEL 1975). Verglichen wurde diese Spurengattung bisher mit *Edwardsia* oder *Phyllactis conguilegia* – für eine detaillierte Diskussion siehe ARAI & MCGUGAN (1968: 206).

Diskussion: Für die von ORLOWSKI & RADWANSKI 1986 aufgestellte mitteldevonische Spur *Alpertia sanctacrucensis* wurden keine morphologischen Merkmale angeführt, die die Errichtung einer neuen Spurengattung rechtfertigen. Deshalb wird vorgeschlagen, *Alpertia sanctacrucensis* in die Spurengattung *Bergaueria* zu überführen. Konzentrisch angelegte Falten an der Basis, die als Charakteristikum für *Alpertia* angegeben wurden, stellen möglicherweise erhaltungsbedingte Artefakte dar – zumal auch an der Basis völlig glatte Vertreter von *Alpertia* vorliegen sollen. Die Wände von *Bergaueria* stehen in der Regel parallel zueinander (Ausnahme: ?*B. conica* evtl. *C. papillatus*, siehe SEILACHER-DREXLER & SEILACHER 1999: 198, Abb. 3 und SEILACHER 2007: 73, Taf. 25). Selten sind multiple Bauten als Ergebnis vertikaler Wiederholung überliefert, wodurch die Spur in die Länge gezogen erscheint (CRIMES & al. 1977:

116). Die hier neu vorgestellten Spuren weisen alle einen mehr oder weniger konischen Aufbau mit sich nach unten verjüngendem Durchmesser auf. Obwohl in keinem der beschriebenen Fälle die Unterseite beobachtet werden konnte, scheint klar, dass keine der neu beschriebenen Spuren zu *Bergaueria* zu stellen ist. Dafür sprechen unter anderem das von *Bergaueria* verschiedene L/D-Verhältnis, die größere absolut gemessene Länge sowie die häufig auftretenden cone-in-cone-Strukturen, welche bei *Bergaueria* als Ruhespur meist fehlen. Zur Deutung dieser Spur als solche oder als organischer Rest siehe auch HÄNTZSCHER 1958: 85.

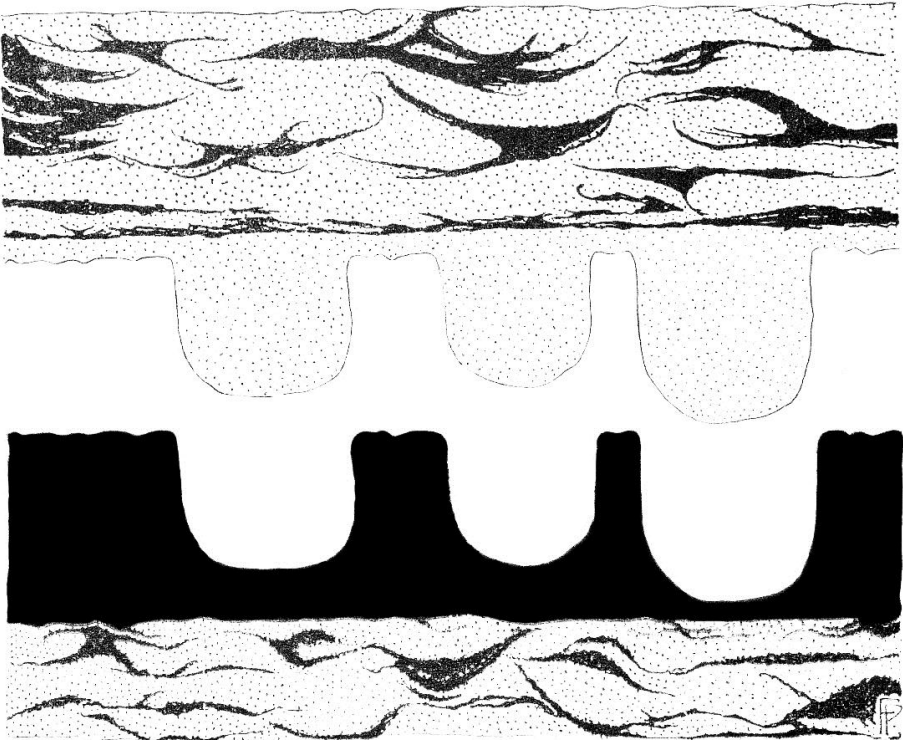


Abb. 1 *Bergaueria perata* (nach PRANTL 1946). Typisch ist das L/D-Verhältnis von etwa 1:1 bis 1.5/1 sowie das flach gerundete, terminale Ende, welches oft mit einer kleinen, zentralen Vertiefung versehen ist.

Die möglicherweise von Trilobiten verursachte, als *Bergaueria*-artig von JENSEN 2000 beschriebene Spur *Cheichnus* aus dem Mickwitzia-Sandstein von Västergötland kann ebenfalls ausgeschlossen werden. In keinem der vorliegenden Fälle konnten die für *Cheichnus* charakteristischen Kratzspuren nachgewiesen werden und eine runde Basis mit einer Vertiefung ist nicht ausgebildet. Zudem ist die Spur mit einem maximalen Durchmesser von 34 mm zu klein für die meisten der hier gezeigten Spuren.

A



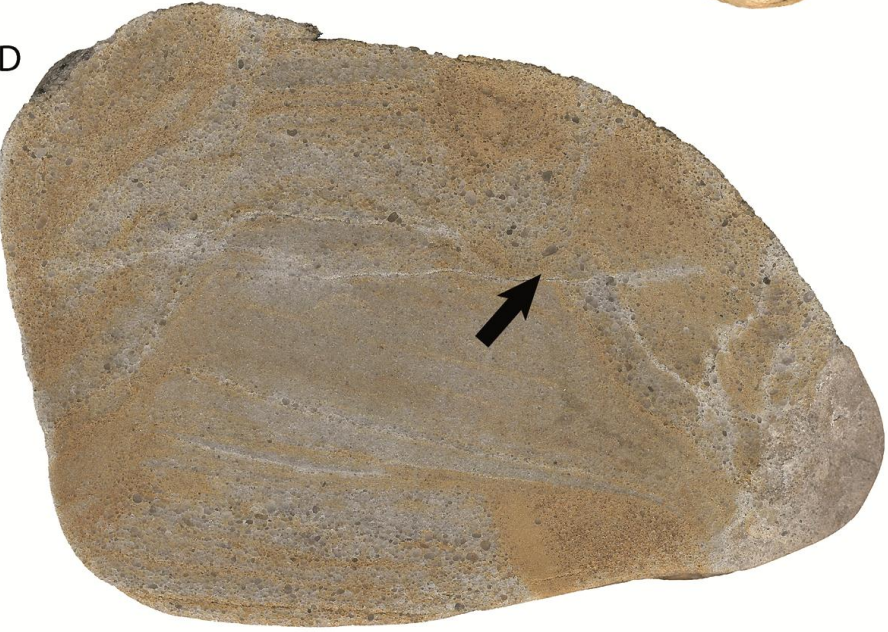
B



C



D



Anmerkungen: Die Spurengattung ist benannt nach dem tschechischen Biologen Dr. V. BERGAUER. Die Bauten finden sich häufig an der Basis von Sandsteinbänken, welche Tonsteine überlagern (Abb. 1). Bedingt durch ihre Entstehung lässt sich *Bergaueria* relativ leicht aus dem Gesteinsverband herauslösen. Es handelt sich um Coelenteraten-Bauten, die durch ein Schüttungsereignis mit Sediment verfüllt wurden. Der Materialunterschied zwischen Umgebungssediment und Verfüllungssediment ist eine gute Trennschicht. Entlang dieser Trennschicht bricht das Gestein bei physikalischer Beanspruchung auf und gibt so die Bauten frei. Durch nachträgliche Zersetzung der verschütteten Hohltiere können Sedimentsackungen in Form konzentrischer Ringe in einer flachen Vertiefung auftreten (ARAI & MCGUGAN 1968, ALPERT 1973).

Die von RUDOLPH (2004: Abb. 7a-b) als ?*Bergaueria* vorgestellten Spuren gehören nicht zu dieser Ichnogattung. Die Autoren stellen das in RUDOLPH (2004: Abb. 7a) abgebildete Stück zu *Conichnus* MÄNNIL und das in RUDOLPH (2004: Abb. 7b) abgebildete Spurenfossil, aufgrund der sichtbaren zentralen Röhre, zu *Monocraterion*.

ZESSIN (2009: 62-64, Abb. 27-34) errichtete ein neues Ichnotaxon unter dem Namen *Bergaueria lagingi*. Der Fund stammt von einem Acker bei Gifkendorf (SE von Hamburg, Niedersachsen) und der höchste Kegel erreicht eine Länge von 75 mm. Die ausführliche Bebilderung und Beschreibung dieses Fundes machen deutlich, dass bei fast allen Trichtern die typischen cone-in-cone-Strukturen ausgebildet sind. Ferner ist die Spur nicht zylindrisch, sondern konusförmig ausgebildet. Die Tiefe der Spur überragt den Durchmesser und eine zentrale Röhre fehlt. Die Spuren sind nicht gekrümmt und weisen an der Oberfläche häufig konzentrische Ringe auf. Nach dieser Kurzbeschreibung stellen die Autoren *Bergaueria lagingi* ZESSIN, 2009 klar zu *Conichnus*. Ob es sich um ein neues Spurentaxon handelt, bleibt dabei fraglich. Ungewöhnlich ist lediglich der Erhaltungszustand. Scheinbar lag hier eine schichtparallele Trennschicht vor, entlang derer dann der untere Teil der Spuren freigelegt wurde und der obere Bereich fest mit dem Sandstein verbunden blieb.

Es wird darauf hingewiesen, dass es sich nicht, wie von WETZEL (1970: 14) beschrieben, um Spuren von *Bergaueria* handelt, da es keinen Organismus mit diesem Namen gibt. Da die Stücke von WETZEL 1970 von den Autoren zu *Monocraterion* gestellt werden können, liegt bisher kein sicherer Nachweis dieser Ichnogattung aus unterkambrischen Geschieben vor.

Eine detaillierte Übersicht zur stratigraphischen und geographischen Verbreitung dieses Ichnotaxon gaben ALPERT (1973: 919-920), CRIMES & al. 1977 und JENSEN 1997. Eine morphologisch ähnliche Form ist *Conostichus* LESQUEREUX, 1876 (fide CHAMBERLAIN 1971).

Tafel 1 (S. 84) Slg. Hoffmann, Nr. 200310: **A** Seitenansicht mit dem größten Trichter, dessen Zentrum auf dem Geschiebe eine Erhöhung bildet, gestrichelte Linie zeigt Schnittachse an, deutlich sind die cone-in-cone-Strukturen und die unbiegender Schichtung erkennbar **B** gegenüberliegende Seite mit bereits stark erodiertem Trichter und gut erkennbarer gekappter Schichtung **C** Unterseite mit deutlicher Basis des größten Trichters (**A**) **D** Schnittfläche mit: links dem Internaufbau des Trichters **A**, mittig mit einem zusätzlichen Trichter (Ø 3 cm, 3,5 cm tief), rechts der erodierte Trichter zur Hälfte erhalten, sichtbar durch die umbiegende Schichtung bis in den Bereich, in dem der mittlere Trichter einsetzt.



Conichnus MÄNNIL, 1966: 201 (nicht MYANNIL, siehe JENSEN 2001)
Taf. 1 – 5, Taf. 6 Fig. A-D

Typusart: *Conichnus conicus* MÄNNIL

Synonym: *Amphorichnus* MYANNIL, 1966: 202

Beschreibung: Hierunter werden regelhafte Formen von verfüllten, konus- bis amphoren-förmigen Hohlräumen mit rundlichem Querschnitt zusammengefasst. Die Spur ist senkrecht oder nahezu senkrecht zur Schichtung angelegt. Das untere Ende ist gerundet mit oder ohne ausgeprägte zitzenartige, zentrale Spitze (Abb. 2). Die Dimensionen sind sehr variabel, die meisten Formen weisen ein L/D-Verhältnis von 2:1 bis 3:1 auf und sind gewöhnlich mehrere 10er Zentimeter lang. Der Durchmesser überschreitet jedoch selten 10 cm (PEMBERTON et al. 1988). FREY & HOWARD 1981 erwähnen das sehr dünne Lining sowie mögliche interne Strukturen in u- oder v-förmige Lagen. Es fehlen radialstrahlige, medusoide Symmetrien. Die Spuren liegen als Endichnia oder als extrem vertiefte Epichnia vor. *Conichnus* kommt gewöhnlich einzelstehend als isolierter Bau vor. Dichtstehende Bauten können sich gelegentlich durchdringen.

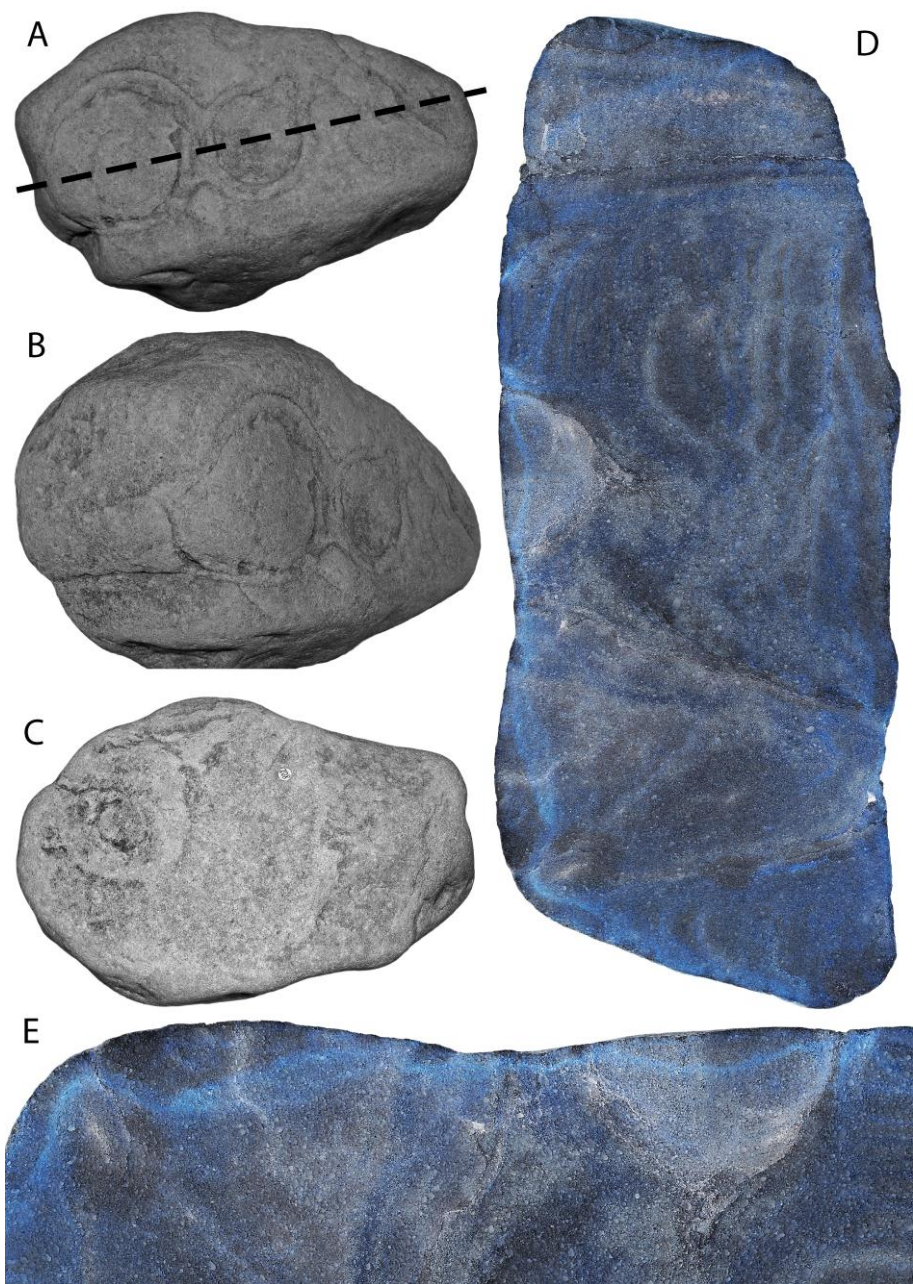
Ethologie: Die Spur wird als Wohnbau, Ruhe- oder Fluchtspur von Seeanemonen interpretiert.

Diskussion: Das Typusmaterial der Ichnogattungen *Amphorichnus* und *Conichnus* wurde aus dem mittleren-oberen Ordovizium von Estland (Kukruse-Formation) beschrieben. Das Fehlen oder Vorhandensein einer zitzenförmigen Protuberanz an der Basis der Spuren reicht allgemein nicht aus, um beide Gattungen aufrechtzuerhalten (HÄNTZSCHEL 1975). Auch ist der morphologische Unterschied zwischen konisch und amphoren-ähnlich zu gering.

SAVRDA 2002 beschrieb ein 1,4 m langes Exemplar von *Conichnus* aus der Eutaw Formation (Alabama, USA) der oberen Kreide. Die randlich umgebogenen Sedimentschichten und das interne Gefüge dieser Spur ließen SAVRDA 2002 zu dem Schluß kommen, dass es sich bei *Conichnus* um eine Ausgleichsspur (Equilibrichnium) mit protrusiven und retrusiven Elementen handelt. Auch einige der Beispiele, die CURRAN & FREY 1977 als *Conichnus* abbildeten, sind deutlich länger als das hier vorgestellte Material. Ferner lieferten ABAD & al. 2006 einen eindrucksvollen Beleg dafür, wie sich das Verhalten des Erzeugers in Abhängigkeit von den Sedimentationsraten ändert. So wechselt innerhalb einer *Conichnus*-Spur das Verhalten von Wohnen und Fressen zu Ausgleichen und schließlich zu Fluchtverhalten. Nach erfolgreicher Flucht erfolgte wieder der Übergang zu Wohnen und Fressen.

Anmerkungen: Zur Gattung *Conichnus* gehört neben der Typspecies *C. conicus* nur noch die Typspezies zu „*Amphorichnus*“ *C. papillatus* (PEMBERTON & al. 1988). Aufgrund der Ethologie können auch extrem lange Spuren wie SAVRDA 2002 und BROMLEY & al. (1975: 366, Abb. 16.12-13) – („escape burrows“) sie beschrieben, ohne Bedenken zu dieser Ichnogattung gestellt werden. *Conichnus* ist immer assoziiert mit

Tafel 2 (S. 86) Slg. Hoffmann, Nr. 300410: **A** Aufsicht mit zwei gut erkennbaren Trichtern, die gestrichelte Linie zeigt die Schnittachse an, gut erkennbar ist auch die leichte Schrägschichtung. **B** Unterseite des gleichen Stückes mit undeutlichen Strukturen, die den zwei großen Trichtern zuzurechnen sind. **C** Anschnitt des Stückes, durch umgebende Schichtung sind beide Trichter leicht erkennbar, Internaufbau unregelmäßig.



relativ flachmarinen Ablagerungen, die ein hochenergetisches Milieu siliziklastischer Sequenzen anzeigen. In solchen meist schwach bioturbaten Sedimenten dominiert *Conichnus*. Als Ablagerungsraum kommt daher der nähere Küstenbereich in Frage.

Die Autoren stellen das in RUDOLPH (2004: Abb. 7a) unter Vorbehalt zu *Bergaueria* gestellte Stück zu ?*Conichnus* MÄNNIL. Das dort abgebildete etwa 10 cm lange, konische Exemplar ist nahezu vollständig aus dem Umgebungsgestein herausgelöst und weist die typische Auskleidung (organische Tapete bei RUDOLPH 2004) auf. Da dieses Stück nur in lateraler Ansicht abgebildet wurde und die Aufsicht fehlt, ist eine eindeutige Klärung des internen Aufbaus zurzeit nicht möglich. Auch das unter „Plug-shaped burrows“ in HOWARD (1966: 49, Abb. 15) abgebildete Spurenfossil mit bis zu 8 cm Durchmesser und 20 cm Länge ist zu *Conichnus* zu stellen. HOWARD 1966 erwähnte eine schwach angedeutete Internstruktur in Form v-förmiger Laminae und ferner, dass die Spuren aufgrund einer dünnen Wandung leicht aus dem Umgebungsgestein herauszubrechen seien.

Conichnus unterscheidet sich von *Bergaueria* durch das Fehlen einer radialstrahligen Symmetrie (FREY & HOWARD 1981). Sowohl *Conichnus* als auch *Bergaueria* werden jedoch als Wohnbauten oder Ruhespuren von Seeanemonen des flachmarinen, küstennahen Bereiches interpretiert.

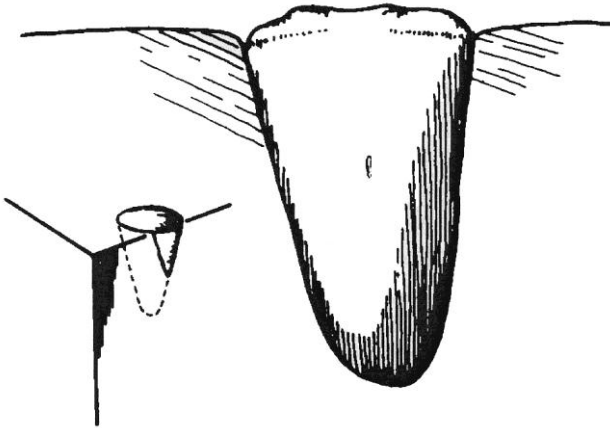


Abb. 2 *Conichnus* (aus HOWARD 1966) mit kegelförmigem Habitus

Tafel 3 (S. 88) Slg. Stange, Nr. R802: **A** Aufsicht mit drei Trichtern, links = größter Trichter mit \varnothing 6 cm am Top und 2 cm an der Basis, Länge = 8 cm, gekappt. **B** Verlauf des größten Trichters entlang der Außenfläche des Geschiebestücke. **C** Basis des größten Trichters mit konzentrischer Struktur. **D** im oberen Drittel der polierten Oberfläche beginnt der zweite Trichter, \varnothing 3.5 cm, direkt am größten Trichter anliegend, diesen aber nicht durchdringend, darunter deutlich die deformierte, teils umgebogene Schichtung erkennbar sowie Anreicherung von grobkörnigerem Material, der kleinste Trichter, \varnothing 1 cm, ist im Anschnitt nicht sichtbar, randlich befindet sich ein weiterer Trichter, der insgesamt schlanker erscheint und das Geschiebe auf der gesamte Höhe durchzieht. **E** close up der beiden direkt aneinander liegenden Trichter; die ungewohnte Darstellung mittels invertierter Farbgebung soll den Blick des Betrachters verstärkt auf die Sedimentstrukturen richten, die oft durch sekundäre Einfärbungen überdeckt werden.

A



B



C



Cylindrichnus TOOTS [in HOWARD 1966: 45]

Typusart: *Cylindrichnus concentricus*

Synonym: *Anemonichnus* CHAMBERLAIN & CLARKE, 1973: 677

Non *Cylindrichnus* BANDEL, 1967 = *Margaritichnus* BANDEL, 1973 (fide HÄNTZSCHEL, 1975)

Beschreibung: Die großen, schlanken, gerade bis leicht gekrümmten Kegel bestehen aus mehreren konzentrischen Lagen. Im Querschnitt erscheinen die Spuren rundlich bis schwach oval bei einem Durchmesser von 10-20 mm, meist 12-15 mm. Häufig ist ein zentraler Kern von 2-4 mm erkennbar. Das untere Ende ist leicht abgestumpft oder gerundet (Abb. 3). Die Orientierung der Spuren reicht von nahezu horizontal bis vertikal zur Schichtung (HOWARD 1966).

Angaben für *Anemonichnus*: Der Durchmesser schwankt zwischen 2-8 cm wobei die Kegel eine maximale Länge von 40 cm erreichen können. Dabei nimmt der Durchmesser der Kegel kontinuierlich nach unten ab. Das L/D-Verhältnis liegt bei etwa 1:5 in extremen Varianten auch bei bis zu 1:12. Auf der äußeren Wandung zeigt sich mitunter eine schwache unregelmäßige, Streifung oder Furchung parallel zur Längsachse. Die Spuren liegen oft als endogenes Vollrelief (Endichnia) in feinkörnigen Sandsteinen oder Siltsteinen vor.

Ethologie: Die Spur wird als Wohnbau eines strudelnden (filter-feeding) Organismus gedeutet (HOWARD 1966). Für „*Anemonichnus*“ findet sich eine Interpretation als Grab- oder Ruhespur von Coelenteraten (Anthozoa, Cerantharia-Seeanemone). Möglicherweise aber auch eine Fluchtspur von Anthozoen (Chamberlain & Clarke 1973).

Diskussion: Im Vergleich zu *Conichnus* ist das Verhältnis von L/D mit 1:5 extrem verschoben. Aus Polen berichtete ORLOWSKI 1989 eine kambrische Form, die bei 9 cm Länge einen Durchmesser von nur 7 mm hat (*C. operosus*). Bei dieser extremen Form beträgt das L/D-Verhältnis sogar 1:12.

CHAMBERLAIN & CLARKE 1973 wiesen in ihrer Arbeit auf die aktuopaläontologischen Experimente von SHINN 1968 hin. Allerdings weisen die Spuren, die SHINN 1968 mittels der rezenten Seeanemone *Phyllactis conguilegia* erzeugte, kein solch extremes L/D-Verhältnis auf, wie es für *Cylindrichnus* typisch zu sein scheint. Die in SHINN 1968 abgebildeten Spuren entsprechen auch einem anderen Verhalten (Fluchtspur), da die im Experiment genutzte Seeanemone künstlich mit mehreren Zentimetern Sediment überdeckt wurde.

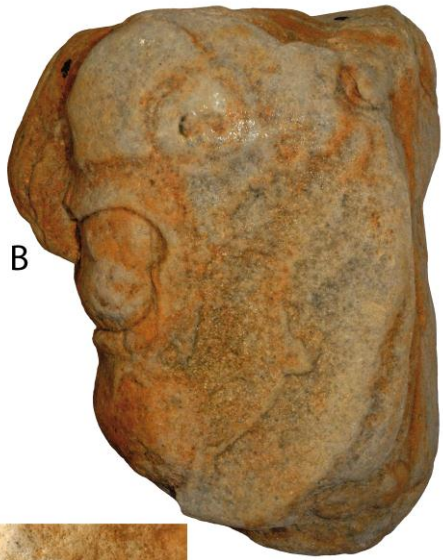
Ferner wurde durch HÄNTZSCHEL 1975 die Spur *Anemonichnus* als Synonym von *Cylindrichnus* TOOTS in HOWARD erkannt (Abb. 3).

FREY & HOWARD 1970 diskutierten *Cylindrichnus* auch als mögliches *Asterosoma*. FREY & SEILACHER (1980: 192, Abb. 6G) bildeten eine Fluchtspur einer Seeanemone ab, die ein ähnliches L/D-Verhältnis zeigt, wie es für *Cylindrichnus* typisch ist.

Tafel 4 (S. 90) **A-B** Slg. Rudolph, Nr. 7042, einzelner großer Trichter der durch Spalten des Stückes auf der Spaltfläche erhaben hervortritt, Wandung setzt sich durch bräunliche Färbung deutlich vom weiß-grauen Umgebungsgestein ab. **C** Slg. Grimmberger, Nr. 1515, Geschiebe mit mehreren Trichtern, max. Ø 4,5 cm, sekundäre, konzentrische Färbung in den Trichtern, Trichter durchdringen sich nicht, Spuren sind an der Unterseite des Stückes nicht mehr erkennbar.



A



B



C



D



E

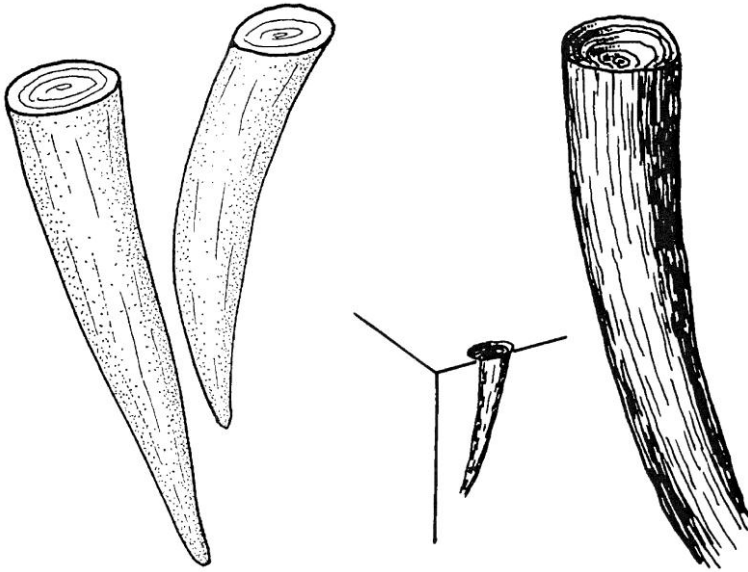


Abb. 3 *Anemonichnus* (links, verändert nach CHAMBERLAIN & CLARKE 1973) zum Vergleich mit *Cylindrichnus* (rechts, verändert nach HOWARD 1966).

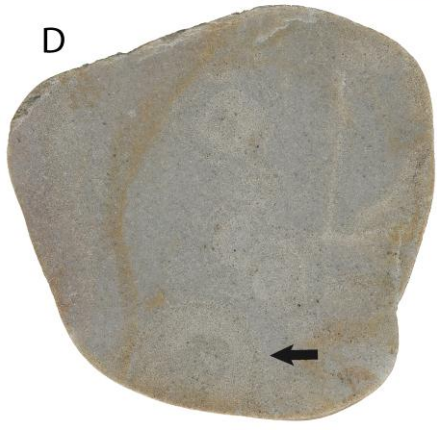
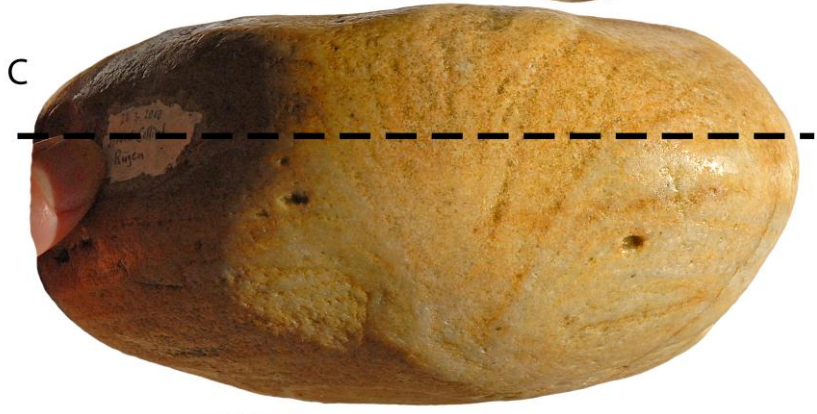
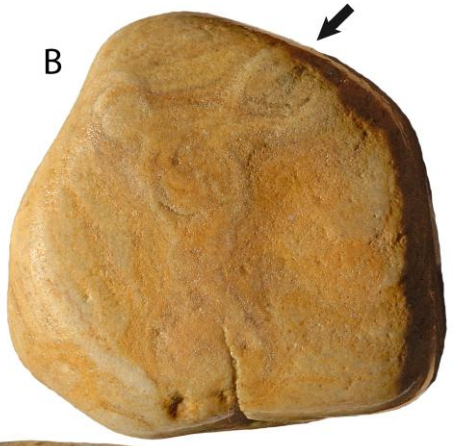
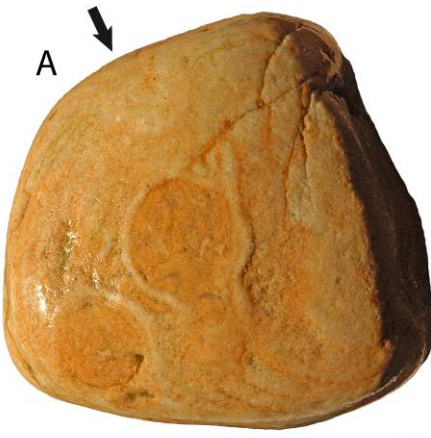
Anmerkungen: Keine der vorliegenden Spuren erreicht ein L/D-Verhältnis von 1:5 und ist weder parallel noch schräg zur Schichtung angelegt oder weist eine Oberflächenstreifung bzw. -furchung parallel zur Längsachse auf. Die diskutierten Spuren weisen auch keine leichte Krümmung auf, können also nicht als *Cylindrichnus* gedeutet werden. Die Ichnogattung ist aus dem Kambrium Polens (ORLOWSKI 1989) belegt, kommt als Geschiebefund aber offensichtlich extrem selten vor. Den Autoren ist lediglich ein Exemplar der Spur aus einem Geschiebe des unterkambrischen *Mobergella*-Sandsteins bekannt (GRIMMBERGER, i. Vorberf.).

***Diplocraterion* TORELL, 1870:13**

Typusart: *Diplocraterion parallelum* TORELL

Synonym: *Polyupsilon* HOWELL, 1957: 151

Tafel 5 (S. 92) Slg. Hoffmann, Nr. 030399: **A** Aufsicht mit vier deutlich erkennbaren Trichtern, der größte davon in randlicher Lage. **B** Unterseite des Stücke mit der Basis von zwei Trichter, die des größten Trichters in randlicher Lage zeigt eine mittig gelegene Einschnürung, wodurch der Eindruck eines Doppeltrichters in 8-Form entsteht. **C** Ausschnitt der Seitenansicht (entspricht der linken oberen Ecke aus A) mit Resten eines weiteren Trichters. **D** close up desselben Trichters mit interner Schichtung und einer Röhre, welche diese Schichtung durchschlägt. **E** Seitenansicht des größten Trichters mit deutlich sichtbarer, abiegender Schichtung und fehlendem Internaufbau, Pfeil markiert die Position eines möglichen weiteren Trichters, der jedoch durch Erosion bereits aus dem Gesteinsverband gelöst wurde.



Beschreibung: U-förmige Spreitenbauten, die vertikal zur Schichtung orientiert sind. Die beiden Röhren stehen meist parallel zueinander und die Öffnungen beider Röhren enden in der Regel in Trichtern. Oft wurden diese Trichter jedoch durch Erosion zerstört. Der horizontale Anschnitt dieser Bauten an der Sedimentoberfläche erscheint häufig hantelförmig, durch die beiden Trichter bzw. Röhren, die durch die Spreite verbunden sind. Der Röhrendurchmesser beträgt zwischen 5-15 mm und der Abstand zwischen beiden Trichtern in der Regel 2-3 cm, maximal 7 cm, wobei die Bauten bis zu 15 cm (max. 35 cm) lang werden können.

Ethologie: Bei diesen Spurenfossilien handelt es sich um einen kombinierten Wohn- und Freßbau.

Diskussion: Vom Bauplan ähnlich angelegt, aber parallel zur Schichtung orientiert, ist das Ichnotaxon *Rhizocorallium*. Diese Spur ist ebenfalls aus dem Unterkambrium von Südschweden bekannt. Übergangsformen zwischen *Diplocraterion* und *Rhizocorallium* wurden aus dem Karbon von Schottland von CHISHOLM 1970 berichtet. Bei diesen jüngeren Formen scheint die relative Lage zur Schichtung als eindeutiges Bestimmungskriterium seine Allgemeingültigkeit zu verlieren.

Anmerkungen: Spuren mit allgemein kegel- oder trichterförmiger Morphologie könnten eindeutig zu *Diplocraterion* gestellt werden wenn: Spreiten sichtbar sind oder die Trichterstrukturen paarig mit ähnlichem Durchmesser auftreten und eine zentrale Röhre erkennbar ist. Dies ist für keines der hier vorgestellten Exemplare der Fall. Alle untersuchten Spuren sind durch ringartige Strukturen vom umgebenden Sediment separiert und es sind keine Anzeichen einer Spreite erkennbar.

Einen historischen Überblick und Diskussion zu *Diplocraterion* lieferten FILLION & PICKERILL 1990. So wurde erst durch WESTERGÅRD 1931 das Vorhandensein einer Spreite in die Diagnose für *Diplocraterion* hinzugenommen (vgl. *Monocraterion*).

BRUUN-PETERSEN (1973, Abb. 7a-b) wies darauf hin, dass auch die Möglichkeit besteht, dass die Querschnitte der Koni in Form einer 8 paarig miteinander in Verbindung stehen können. Dies ist der einzige Hinweis darauf, dass auch *Diplocraterion* als konusförmige Spur angelegt sein kann. Allerdings merkte BRUUN-PETERSEN (1973: 523-524) an, dass bei diesen Formen keine Spreite ausgebildet ist. Demnach wäre die Spur eher zu *Arenicolites*, einer mehrfach ummantelten U-Röhre, zu stellen.

***Dolopichnus* ALPERT & MOORE, 1975: 224**

Typusart: *Dolopichnus gulosus*

Tafel 6 (S. 94) A-D Slg. Hoffmann, Nr. 280310: **A** Unterseite mit vier erkennbaren Trichtern, Pfeil markiert randliche Lage des größten Trichters, ohne diesen wäre eine Orientierung des Geschiebefundes sehr schwierig. **B** Oberseite des gleichen Stückes, Pfeil markiert wiederum die Lage des größten randlich gelegenen Trichters, dessen Zentrum gut auf der Oberfläche zu erkennen ist. **C** Der gleiche Trichter in Seitenansicht, gestrichelte Linie markiert die Schnittebene. **D** Durch die randliche Lage schnell identifizierbarer größter Trichter (Pfeil), es sind weitere konzentrische Sedimentlagen in diesem Querschnitt erkennbar, die jedoch nicht zweifelsfrei den oberflächlich sichtbaren Trichtern zugeordnet werden können, dieser Anschnitt zeigt zweifelsfrei das Fehlen einer zentralen Röhre. **E** Slg. Grimmberger, Nr. 871a, *Roselia* isp. im Längsbruch, in Geschiebe des *Mobergella*-Sandsteins erhalten, Höhe der Spur 6½ cm.

Synonyme: *Problematicum* PHILIPP (1904: 58-60, Taf. 3 Fig. 1-5)

Cyclozoon WURM (1912: 127-129)

Laevicyclus QUENSTEDT [HÄNTZSCHEL 1975, partim, W76, Fig. 47, 5a (non 5b)].

Beschreibung: Es handelt sich um große, vertikale, zylindrische Bauten mit zentralem, zylindrischen Kern. Die Spur ist auf Schichtflächen als rundliche Depression erkennbar. Meist berühren sich zwei oder mehr dieser Bauten. Die zylinder- bis schwach konusförmigen Bauten erreichen 2-5 cm (meist 2,5 cm) im Durchmesser und werden bis zu 20 cm lang und sind unregelmäßig im Sediment verteilt. Das L/D-Verhältnis liegt bei etwa 1:4 bis 1:5. Die Sedimentschichten werden durch den Bau nach unten umgebogen, wodurch konzentrische Ringe um den Bau entstehen und der Durchmesser dadurch größer erscheint, als der Bau in Wirklichkeit ist. Die Basis der Spur ist flach und ähnlich wie bei *Bergaueria* mit konzentrischen Ringen und zentraler Depression, nicht jedoch mit radialstrahligen Furchen versehen. Der zentrale, vertikale innere Zylinder mit glatter Wandung erreicht einen Durchmesser von 10 mm und wird etwa 120 mm lang. Er reicht bis zum Top des Baues und kann durch Verwitterung als leichte, zentrale Aufwölbung hervortreten. An seiner Basis ist der Zylinder knollenartig erweitert oder wird undeutlich in seiner Kontur (Abb. 4). Der Kern enthält grobkörnigeres Material, das teilweise Trilobitenfragmente bis 5 mm Größe und mikritische Pellets besteht. Die äußere Wandung des Baues ist frei von Einschnürungen oder Ornamenten.

Ethologie: Es handelt sich hier um einen Wohn-Fressbau einer Seeanemonen-Form, welche sich auf Trilobiten als Nahrung spezialisiert hatte.

Diskussion: Die Spur wurde aus mikritischen Quarzareniten des Unterkambrium der Poleta-Formation von Esmeralda County - Nevada beschrieben (ALPERT & MOORE 1975). Der zentrale Zylinder mit den zahlreichen Trilobitenfragmenten dünnschaliger Olenelliden wird als Ausguss des Gastralraumes einer Seeanemone gedeutet. Die Trilobitenfragmente stellen dementsprechend den Mageninhalt einer Seeanemone dar. Außerhalb des zentralen Zylinders finden sich nur wenige Trilobitenfragmente, die durch Rupturen des Gastralraumes der verendeten Seeanemone dorthin gelangt sein könnten. Im umgebenden Quarzarenit fanden sich keine Trilobitenreste. Nach STEPHENSON 1928: 87 (in ALPERT & MOORE, 1975: 227) fressen heutige Seeanemonen alle Organismen, die sie fangen und überwältigen können und normalerweise gehören Crustaceen ebenfalls dazu. Dabei scheint es keine Rolle zu spielen, ob diese Crustaceen (z.B. Krabben) noch leben, tot sind oder ob es sich dabei nur um den Häutungsrest handelt [MARISCAL 1970: 1 (in ALPERT & MOORE 1975: 227)]. *Dolopichnus* unterscheidet sich durch den zentralen Zylinder von *Conichnus* und *Bergaueria* (PEMBERTON & al. 1988).

Anmerkungen: Obwohl mit *Conichnus* Spurenfossilien aus Geschieben des Unterkambrium vorliegen, die mit großer Wahrscheinlichkeit von Seeanemonen erzeugt wurden, ist bisher kein Nachweis für die Form *Dolopichnus* aus Geschieben bekannt. Möglicherweise haben diese spezialisierten Seeanemonen nicht im baltoskandischen Raum gelebt, eventuell boten die entsprechenden Gesteine auch nicht das Potential für die Erhaltung von Trilobitenfragmenten, oder aber die Geschiebeexemplare der Spuren sind stratigraphisch älter als das Auftreten der ersten Trilobiten. Das der zentrale Zylinder mit den darin gleichmäßig verteilten Trilobitenresten den durch Septen gegliederten Gastralraum einer Seeanemone repräsentiert, wurde von ARAI 1978 (in PEMBERTON & al. 1988) in Frage gestellt.

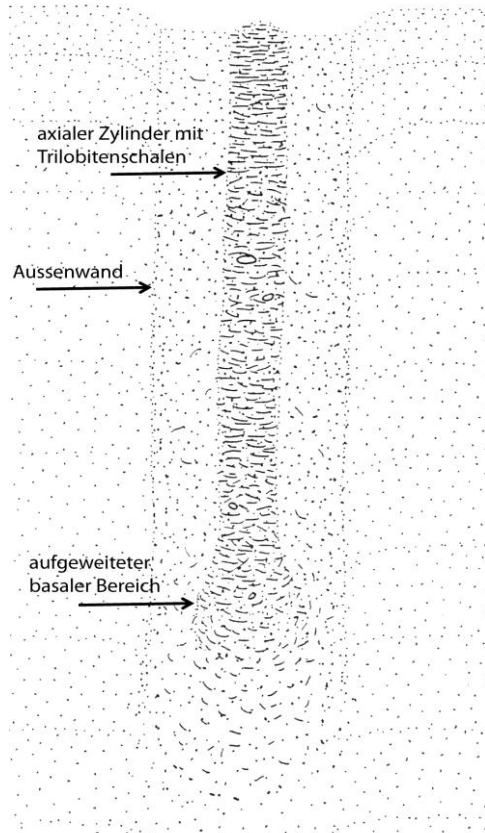


Abb. 4 Schematische Darstellung von *Dolopichnus* mit axialem Zylinder und schwach angedeuteter Außenwand. Zentralzylinder angereichert mit Bruchstücken dünnchaliger Olenellidenpanzer (verändert nach ALPERT & MOORE 1975).

Kulindrichnus HALLAM 1960: 64

Typusart: *Kulindrichnus langi* HALLAM

Beschreibung: Es handelt sich um (baum-)stumpffartige, zylindrische bis konische Körper, die mit der Spitze nach unten, nahezu senkrecht (20° Winkel) im Sediment stecken. Die Spuren können bis 13 cm lang werden und 7.5 cm im Durchmesser erreichen. Das L/D-Verhältnis ist somit immer größer als 1. Häufig liegt der Durchmesser zwischen 20-50 mm. Zylindrische Formen sind häufiger als konische. Die Wandung besteht aus kleinen Schalen oder Schalenresten von Ostracoden, Foraminiferen, kleinen Gastropoden, Muscheln oder Echinodermen. Zusätzlich kann eine periphere phosphatische Matrix vorhanden sein. Diese phosphatische Lage kann bis zu 10 mm mächtig sein. Im Zentrum der Spur findet sich eine axiale Zone, die frei

von Schalenresten ist (Abb. 5). Die Axialzone zeigt keinen strukturierten Aufbau und besteht aus feinkörnigem Kalk, z.T. viel Quarz oder Glaukonit, je nach Sedimentationsbedingungen.

Ethologie: *Kulindrichnus* wird als Ruhespur von Seeanemonen (Ceriantharia) interpretiert.

Diskussion: *Kulindrichnus* ist nach rein morphologischen Aspekten sehr ähnlich den Spuren *Bergaueria* und *Conichnus*.

Anmerkungen: Die Spur ist bisher nur aus dem Jura (Lias) von England bekannt. HALLAM 1960 erwähnte nur ein weiteres Vorkommen vergleichbarer Spuren, die von KLÜPFEL 1920: 183 aus dem Lias alpha von Lorraine beschrieben wurden. Der Erzeuger dieser Spur war offensichtlich auf eine bestimmte Korngröße spezialisiert, die zur Befestigung der Wandbereiche benutzt wurde. Dies führte HALLAM 1960 zu der Idee, dass es sich beim erzeugenden Organismus um Seeanemonen (*Cerianthus* oder *Saccanthus*) handeln könnte. Keine der hier vorgestellten Spuren aus Geschiebefunden weist ein Lining mit Schalenmaterial und/oder eine phosphatische Wandung auf, weshalb die Zugehörigkeit des Materials zu diesem Ichnogenus ausgeschlossen werden kann.

PEMBERTON et al. 1988 stellen *Kulindrichnus* zu *Bergaueria*. Dies wird von den Autoren aufgrund der axialen Struktur und des besonders kräftigen phosphatischen Linings abgelehnt (Abb. 5). Das etwas höhere L/D-Verhältnis für *Kulindrichnus* scheint weniger signifikant für die Unterscheidung beider Ichnotaxa. Das Vorhandensein einer basalen Ornamentierung, wie sie für *Bergaueria* typisch ist, bleibt für *Kulindrichnus* leider unbekannt.

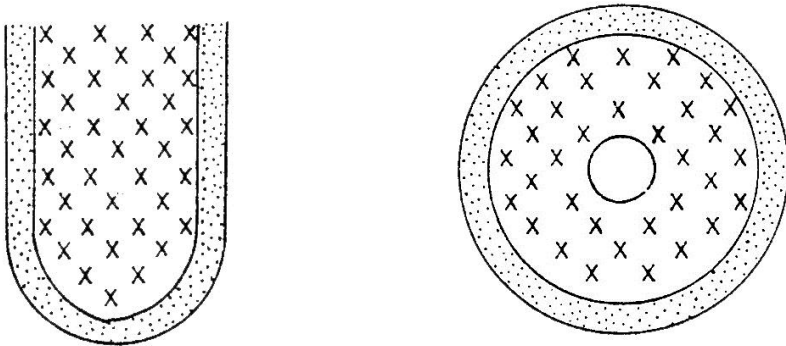


Abb. 5 *Kulindrichnus langi* mit dickem, phosphatischem Lining (punktiert) und unstrukturierter Innenfüllung (Kreuze) sowie einem zentralen Axialkanal (verändert nach HALLAM 1960)

***Laevicyclus* QUENSTEDT, 1879: 577**

Typusart: ohne

Synonym: *Cyclozoon* WURM, 1912 (partim)

Beschreibung: Nahezu zylindrische Körper, die senkrecht zur Schichtung orientiert sind und deren Durchmesser (0.6–0.7cm) innerhalb eines Exemplares variieren kann. Die Zylinder werden von einer zentralen Röhre durchstoßen. Der Zentralkanal misst etwa 1-2 mm im Durchmesser und ist schräg zur Schichtung orientiert und mit größerem Material verfüllt (WURM 1912, SCHMIDT 1934). FREY (1970: 15) schrieb: Das obere Ende des Zylinders, der insgesamt nur wenige Zentimeter lang wird (bisher kein vollständiges Exemplar bekannt), wird „gekappt“ durch eine dünne horizontale Linse aus Sediment (flacher Trichter?) die im Durchmesser etwas größer ist. Diese Linse wiederum wird umgeben von 2-3 flachen, kreisförmigen Ringen aus Sediment. Die Ringe sind meist konzentrisch oder schwach ellipsoid mit einem maximalen Durchmesser von etwa 3-4 cm (Abb. 6). Auf Schichtflächen erscheinen diese Spuren als regelmäßige, konzentrische Kreise. Aufgrund der geringen Eintiefung ins Sediment ist das L/D-Verhältnis extrem zu Gunsten des Durchmessers verschoben.

Ethologie: Diese Spur wird nach SEILACHER (1953: 430; 1955a: 164, 1955b: 389 = Salt Range) als Fressbau gedeutet, da ihre Erzeuger vermutlich hemisessil waren.

Diskussion: SEILACHER 1953 und 1955 verglich die Spur mit dem Grabbau des rezenten Wurmes *Scolecopsis*. Dieser erzeugt durch das Schwingen seiner zwei Tentakel über den Meeresgrund, zum Zwecke der Nahrungsaufnahme, feine oberflächliche Scharrkreise. Ferner handelt es sich wohl um hemisessile pipettierende Organismen, die ihre Nahrung von der Substratoberfläche aufnehmen und dabei mit ihrem Körper weitestgehend im Sediment stecken (SEILACHER 1955).

Anmerkungen: Bisher konnte *Laevicyclus* noch nicht aus Geschieben berichtet werden. Keine der hier vorgestellten Spuren zeigt eine Morphologie mit sehr flachem Trichter und nur oberflächlich angelegten konzentrischen Ringen, wie sie für *Laevicyclus* typisch ist. Bei diesem Ichnotaxon handelt es sich um keine formal gültige Ichnogattung, auch eine Typusart wurde bisher nicht festgelegt (fide HÄNTZSCHEL, 1975 – Treatise). QUENSTEDT (1858: 62, Abb. 6) hatte zunächst keine schlüssige Interpretation für diese Strukturen, die er neben *Asteriacites*, einer Ruhespur von Schlangensteinen (Echinodermata) fand, interpretierte sie jedoch später fälschlicherweise als Korallen. WURM 1912 sah in ihnen unbekannte triassische Organismen, die er als „*Cyclozoon*“ (Stücke von stammartigen Körpern) beschrieb. SCHMIDT 1934: 18-27 und BOYD 1975 interpretierten „*Cyclozoon*“ als anorganische Bildungen, entstanden durch Gas- und Wasserentweichungen aus unter Druck stehendem Sediment (Entgasungs- bzw. Entwässerungsstrukturen). „*Cyclozoon*“ wurde durch HÄNTZSCHEL 1962 als Synonym von *Laevicyclus* erkannt. Leider hat HÄNTZSCHEL dabei versäumt, einen Typus für *Laevicyclus* festzulegen. Erst die Arbeit von SEILACHER 1953 führte zur Deutung als Spurenfossil. Diese Spur ist bereits aus dem Unterkambrium von Pakistan (SEILACHER 1955) nachgewiesen. Morphologisch ähnlich ist *Palaeoscia* CASTER, 1942 aus dem Oberordovizium von Ohio (USA). Für *Palaeoscia* steht die Entscheidung, ob es sich um ein Ichno- oder Biotaxon handelt, noch aus (HÄNTZSCHEL 1975, SCHLIRF & al. 2001). Die durch WURM 1912 vorgestellten Exemplare, unter Einbeziehung des „Problematicums“ aus dem Buntsandstein von Predazzo (Alpen) von PHILIPP 1904, gehören nur z.T. zu *Laevicyclus*. Der Beschreibung nach sind einige der WURMSchen Stücke klar zu *Monocraterion* zu stellen (zentrale Röhre, Ringe von 2 cm Durchmesser, die Schichten durchdringend und sich dabei verjüngend). ALPERT & MOORE 1975: 228 unterschieden für *Laevicyclus* zwei Morphotypen: Form A und Form B. Demnach repräsentieren die Stücke von PHILIPP 1904 die Form A, die Exemplare von WURM 1912 mit vertikaler Wiederholung der konzentrischen Ringe jedoch Form B. SEILACHERS 1953 Beschreibung und Inter-

pretation von *Laevicyclus* basiert auf Form B, weshalb der Name *Laevicyclus* auf die Form begrenzt werden sollte. Für die Form A schlugen ALPERT & MOORE 1975 den Namen *Dolopichnus* vor. Eine morphologisch sehr ähnliche Struktur, jedoch abiogenen Ursprungs, beschrieb RICHTER (1926: Taf. 20 Fig. 16) vom Meeresstrand von Wangeroog als „Scheinquallen“. Die Marken sind durch im Sand steckende Gräser entstanden, die durch den Wind im Kreise gedreht wurden. Hierbei handelt es sich um bereits wiederholt abgebildete und auch rezent oft an Sandstränden oder in Kiesgruben zu beobachtende Scharckreise (siehe z.B. STODT 1987 und MÜLLER 1992: 100, Abb. 56,57). Diese wurden teilweise auch tatsächlich als fossile Quallen („*Kullingia*“) beschrieben.

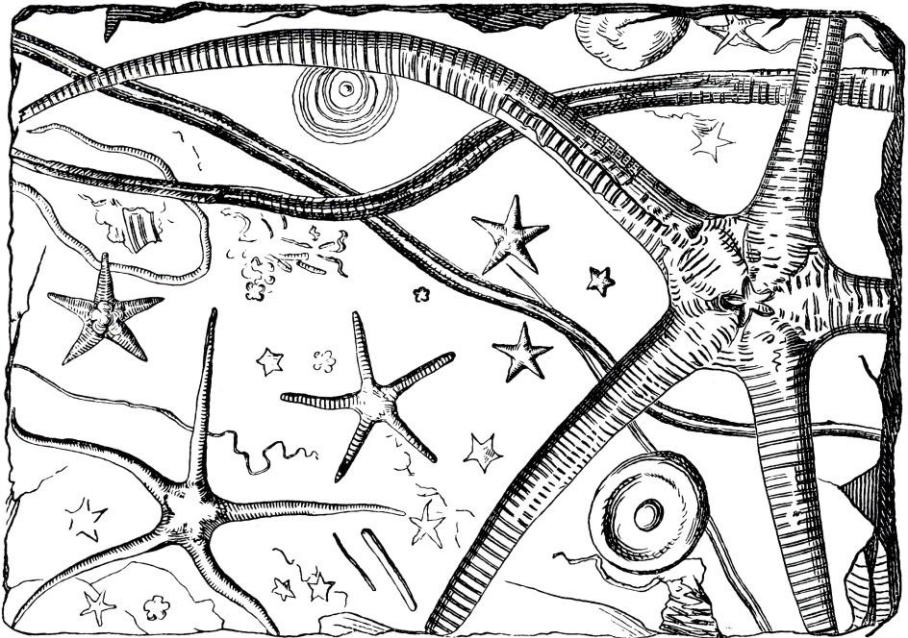


Abb. 6 *Laevicyclus* zusammen mit *Asteriacites* (Ruhe Spuren von Schlangensterne) zunächst als Problematikum durch QUENSTEDT, 1858 beschrieben (aus: QUENSTEDT 1858: 62).

Monocraterion TORELL, 1870: 13

Taf. 7 Fig. A-F, Taf. 8 Fig. A-E, Taf. 9 Fig. A-B

Typusart: *Monocraterion tentaculatum*

Synonyme: *Lepocraterion* STEHMANN (1934: 17)

Calycraterion KARASZEWSKI (1971: 104)

Beschreibung: Es handelt sich hierbei um eine trichterförmige Spur (negatives Epirelief) mit zentraler, gerader oder leicht geschwungener Röhre, die senkrecht zur

Sedimentoberfläche orientiert ist. Die Röhre ist immer unverzweigt mit einem Durchmesser von gewöhnlich 5 mm. Die Spur wird gewöhnlich bis zu 8 cm (max. 16 cm) lang. Der Trichter kann einfach oder aus mehreren ineinander gesteckten Trichtern bestehen und wird von der zentralen Röhre durchstoßen (Abb. 7). Diese "Mehrfachtrichter" (engl. cone-in-cone) sind im schichtparallelen Anschnitt als konzentrische Ringe um die zentrale Röhre erkennbar. Der Trichterdurchmesser nimmt in der vertikalen Abfolge kaum zu und liegt meist zwischen 1-4 cm. Die Trichter sind maximal 2 cm tief. Womit sich ein L/D-Verhältnis von etwa 1:2 ergibt. Die Röhren sind häufig aber nicht so dicht gedrängt wie *Skolithos*-Röhren, da die Ausbildung der Trichter keine so dichte Besiedlung wie bei einfachen, geraden Röhren erlaubt. Die Trichter wurden offensichtlich durch eine Aufwärtsbewegung des in der Röhre lebenden Tieres als Reaktion auf Sedimentation gebildet. Dies wird durch die nach unten geschleppte Schichtung am Rande der Struktur ersichtlich. Jeder Trichter endet an der ehemaligen Sediment/Wasser-Grenze. Streng genommen sind für die positive Identifizierung der Ichnospezies vom Trichter ausgehende horizontale, leicht geschwungene und selten verzweigte kleine Röhren, die als Vollrelief erhalten sind, essentiell. Diese Röhren könnten nach den Vorstellungen von NATHORST 1881 möglicherweise Kotschnüre darstellen. TORELL 1870 selbst ging von den Tentakeln des Erzeugers des Baues, bzw. deren Abdrücken aus (fide JENSEN 1997, SCHLIRF & UCHMAN 2005).

Ethologie: Es handelt sich um einen Wohnbau, möglicherweise eines Suspensions- oder Detritusfressers mit wurm-artigem Körperbau.

Nach BROMLEY (1999: 48 ff.) gibt es zahlreiche Organismen (z.B. Würmer und Holothurien), die an den Gangmündungen ihrer Baue Trichter anlegen. Diese dienen dazu, Detritus bzw. die in den obersten Zentimetern des Sedimentes lebende Meiofauna zu erbeuten. Der Erzeuger der Spur frisst demnach an den Trichterwänden. Diese Art der Ernährung wird als Trichterfallenfressen bezeichnet. Sie wurde von KUDENOV 1978 detailliert am Beispiel des Polychaeten *Axiothella rubrocincta* beschrieben. An den Trichterwänden derartiger Baue konnte eine signifikant höhere Konzentration organischen Materials, im Vergleich zum umgebenden Sediment, nachgewiesen werden (KUDENOV 1978: 218). Weiterhin gibt es auch die Möglichkeit, dass ein sedimentfressender Organismus in einer U-Röhre lebt und durch seine Fresstätigkeit unter der Oberfläche einen Nachrutschtrichter erzeugt. Dies wurde von SCHÄFER 1962: 340 ff. bei *Arenicola marina* beschrieben. Dieser Wurm drückt überdies das mit Plankton beladene Atemwasser in das Sediment des Trichters, welches somit wie ein Filter funktioniert, und frisst es dann. Die erzeugten Spuren unterscheiden sich aber durch das Fehlen einer Röhre innerhalb des Trichters vom Ichnogenus *Monocraterion*.

Für die Erzeugung der tentakelähnlichen Spuren in der Nähe der Trichter bzw. in den Trichtern von *Monocraterion tentaculatum* wurden, wie oben erwähnt, mehrere Erklärungen diskutiert (Kotschnüre, Tentakel). JENSEN 1997: 60 ging eher davon aus, dass es sich um Spuren des Erzeugers des Baues handelt, der wiederholt die senkrechte Röhre verließ. SCHLIRF & UCHMAN (2005: 124) hielten es dagegen auch für möglich, dass von außen kommende Organismen die Spuren anlegten, nachdem der Erzeuger des Baues diesen verlassen hatte bzw. verendet war. Prinzipiell könnte es sich so z.B. um Spuren von Aasfressern handeln. Beobachtungen des Zweitautors am Strand erbrachten ein rezentes Beispiel für trichterförmige Lebensspuren mit zentralem Schacht (Taf. 10 Fig. B). Die in der unmittelbaren Nähe der Trichter befindlichen schemenhaften Kriechspuren rührten hier mit großer Wahrscheinlichkeit von den Erzeugern der Trichter her. Diese verließen ihre Baue, nachdem die Sandflä-

chen durch andauernden, ablandigen Wind trockengefallen waren und verendeten in der Nähe. Es handelte sich um Polychaeten (Taf. 10 Fig. A). Diese rezenten Spuren ähneln den typischen Strukturen in den Trichtern von *M. tentaculatum* entfernt, dürften aber ebenfalls nur dann überlieferungsfähig sein, wenn die oberen Sedimentschichten nicht durch Erosion zerstört werden.

Diskussion: Eine ausführliche Diskussion über die Beziehung von *Monocraterion* zu *Skolithos*, *Histioderma* und *Micrarium* gaben WESTERGÅRD (1931: 12) und HALLAM & SWETT 1966.

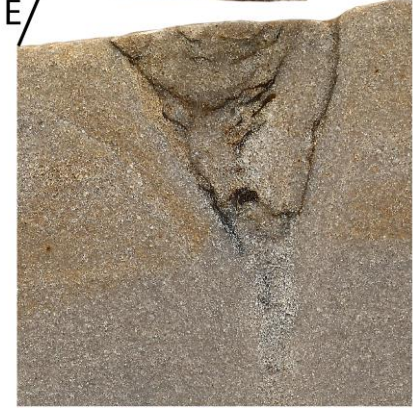
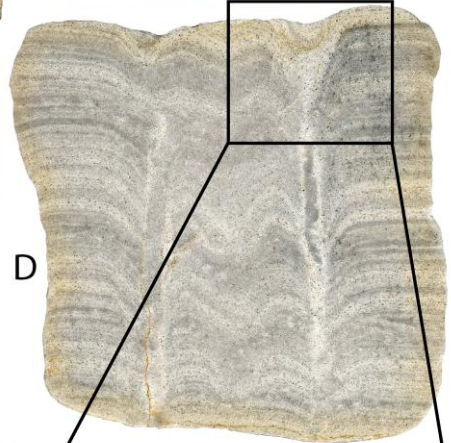
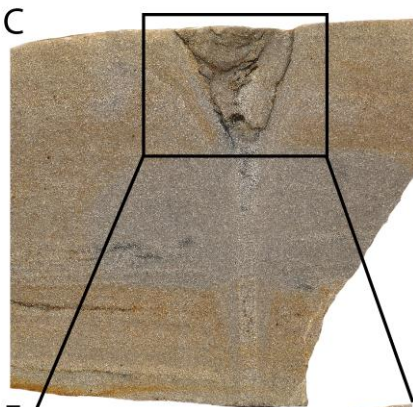
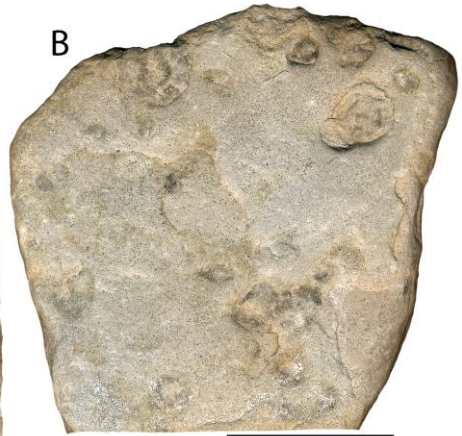
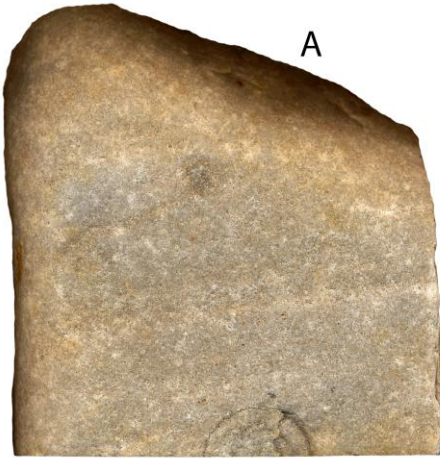
STEHMANN 1934 errichtete die Ichnogattung *Lepocraterion* allein auf Grund des Vorhandenseins einer kohlenstoffhaltigen Wandung. Nach Ansicht von HÄNTZSCHEL (1975: W82) genügt dies nicht, um eine Gattung zu begründen. Dieser Ansicht wird hier gefolgt (vgl. auch SCHALLREUTER & HINZ-SCHALLREUTER 2010: 7). Möglicherweise ist *Monocraterion* selbst ein jüngeres Synonym zu *Tigillites* ROUAULT, 1850 (HÄNTZSCHEL 1975: W82). JENSEN 1997 empfahl, die Bezeichnung *Monocraterion tentaculatum* nur für Strukturen mit 30-40 mm großen Trichtern und erhaltenen, tentakelartigen Strukturen zu verwenden. Spuren ohne diese Details sollten nach JENSEN 1997 als *Monocraterion* isp. bezeichnet werden. Ferner ist die Trichterausformung ungeeignet für eine Klassifikation, da durch sie lediglich die Sedimentbeschaffenheit reflektiert wird (JENSEN 1997, BERTLING 2007). Zur weiteren Diskussion über die Taxonomie von *Monocraterion* und *Skolithos* siehe SCHLIRF & UCHMAN (2005: 124), JENSEN 1997, GOLDRING 1962. *Calycraterion* wurde bereits von PIENKOWSKI 1985 (siehe PEMBERTON & al. 1988) mit dem oberen konischen Bereich von *Monocraterion* verglichen, der somit die Validität dieser Ichnogattung in Frage stellte (PEMBERTON & al. 1988). Die glatte, kelchartige Spur ist oft als knopfartiges, konvexes Hyporelief erhalten kann aber auch als konkaves und konvexes Epirelief überliefert sein (PEMBERTON & al. 1988).

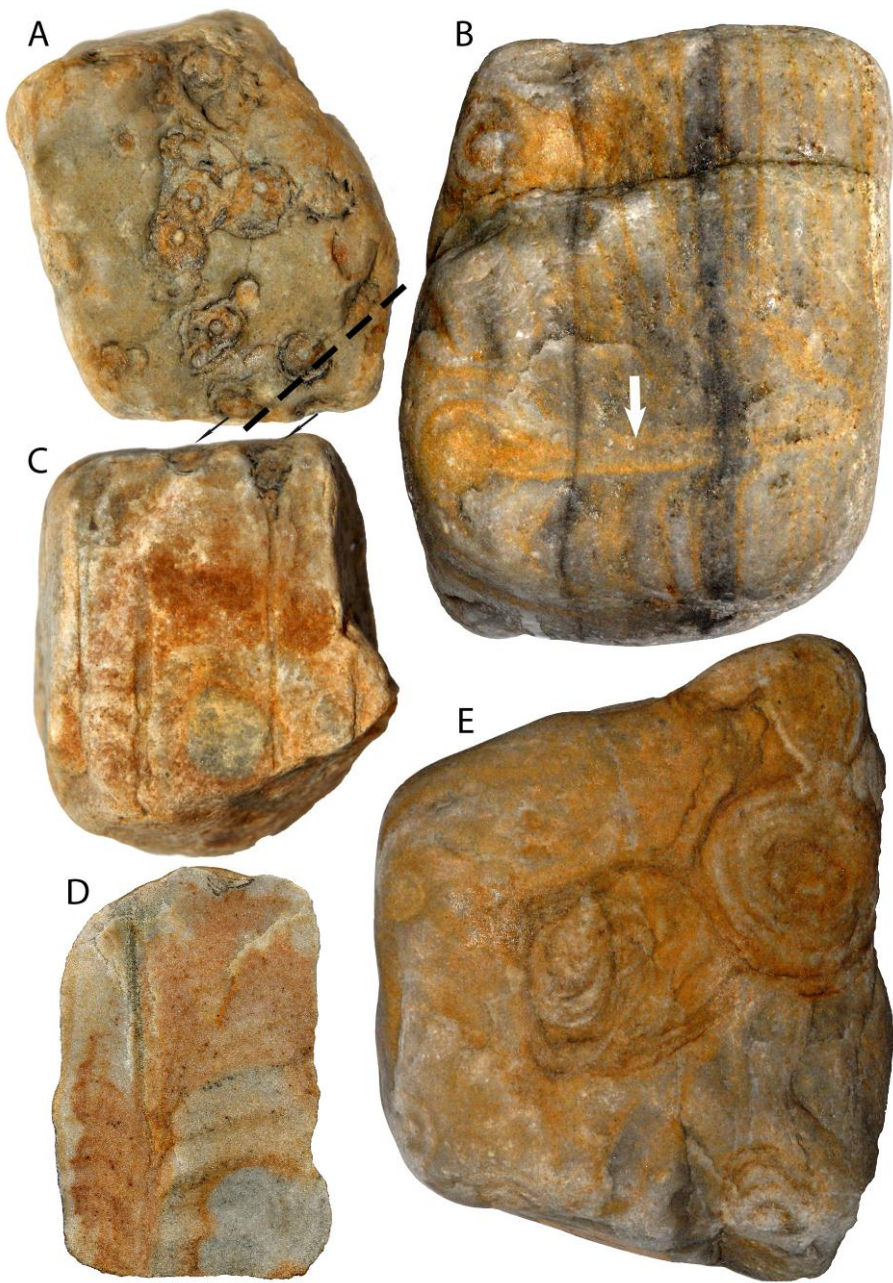
Anmerkungen: Der Holotyp zu *M. tentaculatum* weist, laut TORELLS 1870 Originalbeschreibung, 20-21 Tentakel auf, die über den Trichterrand reichen und bis zu 34 mm lang sind. WESTERGÅRDS 1931 Exemplare sind mit knapp 20 mm deutlich zu klein und weisen nicht die Tentakelstrukturen auf. WESTERGÅRD 1931 zeigte weiterhin ein *Monocraterion* mit ringförmigen Strukturen, die den hier vorgestellten ähneln. Dieses ist mit max. 50 mm Trichterdurchmesser und max. 22 mm Tiefe zwar erstaunlich groß, erreicht jedoch nicht die Tiefe der hier vorgestellten Spuren (siehe dort, Taf. 5 Fig. 1a).

In seiner Arbeit über die unterkambrische Spurenfauna verwies WESTERGÅRD 1931 bei der Beschreibung von *Monocraterion* auf HOLST 1893, welcher konusförmige Sandkörper vom Kalmarsund (nördlich Skägganäs) mit ähnlichen Sandkörpern aus

Tafel 7 (S. 103) A,C,E: Slg. Hoffmann, Nr. 250109: **A** Aufsicht auf die Schichtoberfläche mit einem sichtbaren Trichter. **C** Anschnitt des gleichen Trichters mit deutlich erkennbarer, zentraler Röhre und umbiegender Schichtung. **E** close up des eigentlichen Trichters, nur im oberen Bereich der Spur scheint der Trichter für einen längeren Zeitraum genutzt worden zu sein, weshalb dieser nun deutlich durch dunklere Trennlagen hervortritt.

B, D, F: Slg. Hoffmann, Nr. 220810: **B** Aufsicht auf die ehemalige Schichtoberfläche mit zahlreichen verhältnismäßig kleinen Trichtern. **D** Anschnitt des Stückes mit zwei deutlichen Röhren und umbiegender Schichtung, die zur Schichtoberfläche in zwei Trichter münden. **F** close up des linken Trichters mit Anreicherung von Pyritkristallen und gut sichtbarem Verlauf der Schichtung.



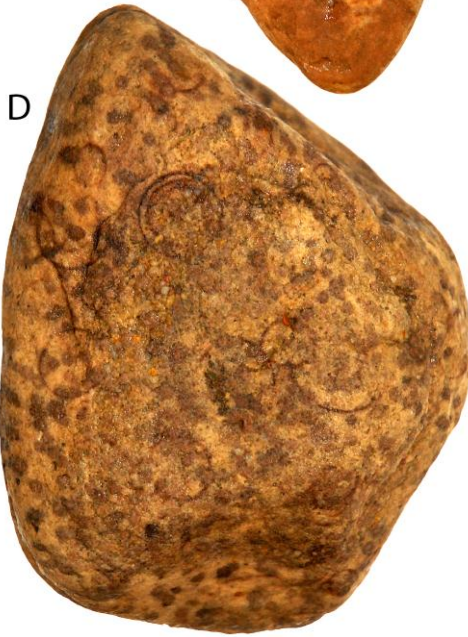


dem Nexø-Sandstein von Bornholm verglich. Diese Sandkörper weisen einen Durchmesser von 4-5 cm auf, sind etwa elliptisch im Querschnitt und bis zu 6 cm tief. Diejenigen, die in einer oder mehreren Röhren von etwa 0,8 cm Durchmesser enden, stellte WESTERGÅRD 1931 zu *Monocraterion*. Was jedoch die Kegel des Nexø-Sandsteins betrifft, so folgte WESTERGÅRD 1931 den Ansichten DEECKES 1906, der eine anorganische Entstehung annahm. WESTERGÅRD 1931 schlug jedoch eine Untersuchung besser erhaltener Strukturen vor – die möglicherweise dann zu einem anderen Ergebnis führen könnte. Er deutete damit seine Zweifel an der anorganischen Entstehung dieser Kegel an. Auch STEHMANN 1935 wies in seiner Diskussion mit HANSEN 1935 darauf hin, dass die Kegel leicht mit *Monocraterion* verwechselt werden können.

Ähnlich große Trichter mit zentraler Röhre beschrieb BRUUN-PETERSEN 1973 aus dem Unterkambrium von Bornholm und stellte sie klar zu *Monocraterion*, wodurch deren organische Entstehung betont wird. Aus dem vermuteten Typusmaterial von TORELL 1870 legte JENSEN 1997: 58-59, Abb. 39A den Lectotypus für *Monocraterion tentaculatum* fest.

Die Autoren stellen das in RUDOLPH 2004: Abb. 7b unter *Bergaueria* abgebildete Spurenfossil aufgrund der zentralen Röhre zu *Monocraterion*. Die basalen Zentralröhren von *Monocraterion* und *Rosselia* lassen sich leicht durch den einfachen Bau bei ersterem und durch das Vorhandensein konzentrischer Lagen bei letzterem Ichnotaxon unterscheiden (FREY & HOWARD 1985). An den basalen Röhrenteilen von *Monocraterion* lassen sich oft noch keine Schichtabiegungen beobachten. Vermutlich legte der Organismus erst eine Wohnröhre, ähnlich dem Bauprinzip der *Skolithos*-Röhren, an und begann dann mit dem Bau der Trichter am oberen Ende der Röhre. Bei vollständiger Erosion der Trichter ist der übrig bleibende Röhrenteil dann nicht mehr von *Skolithos* zu unterscheiden (SCHLIRF & UCHMANN 2005). Nach SCHLIRF & UCHMANN 2005 besteht nur bei schlecht erhaltenem Material eine Verwechslungsmöglichkeit von *Monocraterion* mit *Rosselia*, einer spindelförmigen Struktur mit zentraler oder subzentraler Röhre, welche von mehr oder weniger konzentrischen Lagen umgeben ist. Die im Rahmen dieser Untersuchungen gemachten Erfahrungen haben gezeigt, dass die umbiegende Schichtung entlang der zentralen Röhre nicht immer an der Gesteinsoberfläche erkennbar ist. Dies gilt insbesondere für relativ homogene Sandsteine ohne erkennbare Schichtung. In unserem Fall ergab erst ein Anschliff das charakteristische Vorhandensein der umbiegenden Schichtung. Über die Ursachen kann nur spekuliert werden. Möglicherweise repräsentieren nur die auf der Oberseite des Geschiebes so deutlich herausgewitterten Trichter Strukturen, die über einen längeren Zeitraum in Benutzung waren. Der untere Bereich des Geschiebes wurde hingegen vom Organismus relativ schnell durchgraben, um a) mit erhöhten

Tafel 8 (S. 104) A,C-D: Slg. Hoffmann, Nr. 111101: **A** Aufsicht auf die ehemalige Schichtoberfläche mit zahlreichen verhältnismäßig kleinen Trichtern, teilweise ist die den Trichter. durchschlagende zentrale Röhre sichtbar, gestrichelte Linie zeigt die Schnittachse an. **C** Seitenansicht des Stückes mit zwei Trichtern und vier senkrechten Röhren ohne erkennbares Umbiegen der Schichtung im Bereich der Röhren **D** erst im Anschnitt wird das Umbiegen der Schichtung deutlich.
B,E: Slg. Hoffmann, Nr. 010510: **B** Seitenansicht mit möglicher zentraler Röhre die farblich abgesetzt ist. **E** Aufsicht des gleichen Stückes mit Trichterstrukturen, die aus mehreren konzentrischen Ringen bestehen, ein Durchstoßen dieser Trichter durch die zentralen Röhre ist nicht erkennbar.



Sedimentationsraten Schritt zu halten oder b) nach dem Verschütten wieder an die Oberfläche zu gelangen. Beide Möglichkeiten scheinen denkbar. Im Fall a) repräsentiert die umgebende Schichtung nur kurzzeitig aktive Trichter eines Organismus, der sich hauptsächlich durch das Trichterfallenfressen ernährt hat. Im Fall b) ist die umgebende Schichtung durch den sich nach oben grabenden Organismus erzeugt worden (ohne Anlage funktionsfähiger Trichter), so wie dies von SCHÄFER (1962: 416) bei Polychaeten bereits beschrieben wurde. Die entsprechenden Tiere stabilisieren ihre Röhre unter normalen Sedimentationsbedingungen durch Schleim. Im Falle erhöhter Sedimentation mit der Notwendigkeit zur Flucht erzeugen sie im Sediment Fluchtbahnen, die nicht stabilisiert sind. Bei Erreichen der Sedimentoberfläche wird dann wieder ein regulärer Bau angelegt. Eine dritte Möglichkeit besteht darin, dass in der initialen Phase der Organismus, von der Sedimentoberfläche ausgehend, sich in das Substrat eingrub und dann seine ersten Trichter erzeugte.

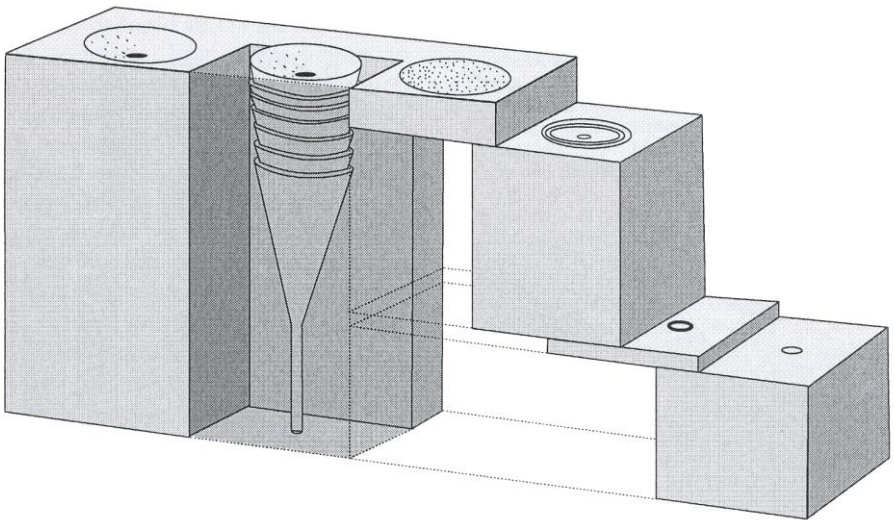


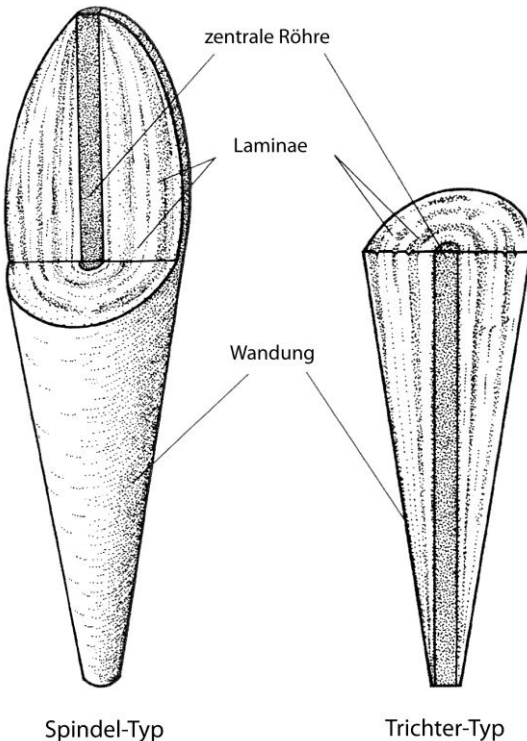
Abb. 7 Verschiedene Erscheinungsformen von *Monocraterion* (verändert nach MCLROY & GARTON 2010).

Tafel 9 (S. 106) A-B: Slg. Hoffmann, Nr. 060810: **A** Aufsicht mit 10 erkennbaren Trichtern, ältere Trichter werden durch die zeitlich versetzte Anlage teilweise von jüngeren Trichtern durchdrungen (Pfeile), die Trichter bilden zum Teil sehr breite, kaum gegliederte, fast kreisförmige Strukturen. **B** die Seitenansicht ergibt das Vorhandensein der cone-in-cone-Struktur und einer durchdringenden, zentralen Röhre mit umgebender Schichtung. **C** Slg. Grimmberger, Nr. 1128, Trichter in Sandsteingeschiebe, max. Ø 2,5 cm, Wandung durch Pyrit schwarz verfärbt.

D-E: Slg. Hoffmann, Nr. 240307, **D** Aufsicht auf Skolithen-Sandstein mit violett gefärbten Skolithen-Röhren und einigen violetten Ringen, Ø 1,5-3.5 cm, welche durch die Röhren teilweise durchdrungen werden, im zentralen Bereich Reste größerer Sandlagen. **E** Seitenansicht von scheinbaren Ringstrukturen, die sich untereinander durchdringen und auch von Skolithen-Röhren durchdrungen werden (angeschnittene Kugelbildungen, keine Trichter).

Typusart: *Rosselia socialis* DAHMER

Beschreibung: Bei den Bauten handelt es sich um etwa bleistiftdicke zylindrische Röhren, die gewöhnlich schräg, meist in einem Winkel von etwa 30°, zur Schichtung angelegt sind. Das untere Ende der Spur ist nicht bekannt. Die Abstände der Röhren zueinander sind unterschiedlich und werden auch aus verschiedenen Richtungen angelegt. Im Bereich der Mündung befindet sich eine spindel- bzw. knollenförmig verdickte Struktur (Abb. 8). Diese besteht aus zahlreichen, tütenförmig ineinander geschachtelten, konzentrischen Lagen aufgearbeiteten Sedimentes, die insgesamt einen zwiebelschalenartigen Aufbau zeigen. Die zentrale Röhre durchstößt die spindelförmige Erweiterung des Baues bei *R. socialis* meist annähernd zentral. Der Durchmesser der zentralen Röhre variiert zwischen 0,3–1,1 cm und der Gesamtdurchmesser schwankt zwischen 0,8–16 cm. Typischerweise werden die Spuren ca. 20 cm lang, einige senkrecht übereinanderliegende Formen können jedoch auch bis zu 1 m Länge erreichen (NARA 1995). Das untere Ende der Spur ist unbekannt. Die konzentrischen Lagen der Mündung sind häufig stark verwittert wodurch ihre Struktur besonders deutlich hervortritt. Erst durch NARA 1995 wurde die vollständige, eher spindelförmige Form der Spur erkannt. Die Spur ist als Endichnion in Vollrelief erhalten.



ten.

Ethologie: Vermutlich handelt es sich hier um einen kombinierten Wohn- und Fraßbau (DAHMER 1937: 533; SEILACHER 1955: 389). Die bis zu 1 m langen Formen werden auch als *Equilibrichnia* gedeutet (NARA 1997).

Diskussion: Die Spur wurde von SEILACHER (1969: 122) als Synonym von *Asterosoma* OTTO, 1854 beschrieben (siehe HÄNTZSCHEL 1975: W101). Dieser Ansicht wird hier nicht gefolgt, auch wenn Struktur und Ethologie ähnlich oder gar identisch sind. Vergleichbares gilt für die Trennung von *Diplocraterion* und *Rhizocorallium*, da auch hier die Orientierung

Abb. 8 Verschiedene "*Rosselia*-Morphotypen" in Abhängigkeit vom Erosionsgeschehen, beim Trichter-Typ ist der obere Teil einfach gekappt (verändert nach NARA 1995).

zur Schichtung ausschlaggebend für die Unterscheidung beider Ichnogattungen ist. Der konzentrische Aufbau entsteht vermutlich durch sukzessives Einpressen von schlammigem Material von der Sedimentoberfläche (NARA 1995). Aufgrund seiner Beobachtungen, es wurde vulkanische Asche in die konzentrische Wandung eingebaut, ging NARA 1995 von einem terebelliden Wurm (Detritusfresser) als möglichem Erzeuger dieser Spur aus. DAHMER 1937 selbst vermutete einen wurmartigen Erzeuger aus der Gruppe der Annelida. Die Beschreibung als trichterförmige Spur beruht weitestgehend auf Erosionserscheinungen (NARA 1995). Wird der obere spindelförmige Teil der Spur durch Erosion gekappt, entsteht leicht der Eindruck eines Trichters (Abb. 8).

Anmerkungen: DAHMER 1937 beschrieb seine neue Ichnogattung als Höhlenbauten (gemeint sind Wohnbauten) aus dem weißen unteren Taunusquarzit südwestlich von Rossel. Ursprünglich aus dem Devon von Europa (DAHMER 1937) beschrieben, gelang SEILACHER 1955 auch der Nachweis aus dem unteren Kambrium. In Geschieben extrem selten, wurde eine mögliche ?*Rosselia* durch GRIMMBERGER (2008: Taf. 13 Fig. 2) aus dem Mobergella-Sandstein als igen. et isp. indet. berichtet. Die Spur ist mittlerweile auch aus dem Unterkambrium von NO-Grönland (PICKERILL & PEEL 1990) und aus dem *Mickwitzia*-Sandstein Südschwedens (JENSEN 1997: 79-81) bekannt.

6 Anorganische Bildungen mit konus- und kugelförmiger Morphologie

Bereits 1975 wies BOYD in seiner zusammenfassenden Übersicht zur Thematik falsch oder fehlerhaft gedeuteter Spuren darauf hin, dass auch durch die Bewegung von Luft (oder anderen Gasen) innerhalb des Sedimentes Strukturen entstehen, die sehr stark biogenen Strukturen ähneln. Umfangreiche Experimente zur künstlichen Erzeugung trichterförmiger Sedimentstrukturen wurden von BUCK & GOLDRING 2003 publiziert. Diese bildeten auch charakteristische, durch Gas- oder Wasseraufstieg im Sediment erzeugte Strukturen ab (siehe dort Abb. 13a). Eine ähnliche Erscheinung konnte vom Zweitautor rezent am Strand beobachtet werden. Hier wurde das trockengefallene Sediment durch intrasedimentäre Gasblasen uhrglasförmig aufgewölbt (Taf. 10 Fig. C). Zu vermuten ist, dass das Sediment durch organisches Material (Mikroorganismen, Schleim) gebunden war. Das Für und Wider einer organischen Entstehung bestimmter Strukturen diskutierte auch FREY (1970: 15) ausgiebig anhand kretazischer Spuren.

So ähnelt *Laevicyclus* unter Anderem sehr stark den konzentrischen Strukturen, die bei mehrmaligen Gasentweichungen aus tonigem Sediment entstehen. Durch Wasserbewegung im Sediment können andererseits Sandvulkane entstehen, die in Form und Dimension stark den Sandkegeln ähneln, die Crustaceen auf Sedimentoberflächen erzeugen können.

Sandkegel rezenter Küstensande

Taf. 11

Eine sehr interessante Beobachtung, die auch heute noch unter bestimmten Bedingungen am Ost- oder Nordseestrand zu machen ist, gelang DEECKE 1906. Merkwürdige kegelförmige Gebilde im Dünengebiet des Darß lenkten seine Aufmerksamkeit



auf sich und führten schließlich zu einem Artikel, in dem zum ersten Mal kegelförmige Strukturen aus rezenten Küstensanden beschrieben wurden (Abb. 9-10). ANDRÉE 1912 beschrieb ähnliche „Kegel“ aus den unterdevonischen Koblenzer Schichten, (einem glimmerhaltigen Grauwacke-Sandstein), und verglich diese mit den Beobachtungen von DEECKE 1906 an rezenten Strandsanden sowie mit Kegelstrukturen in unterkambrischen Sandsteinen von Bornholm. DEECKES 1906 „Sandkegel“ aus rezenten Küstensanden sind jedoch anorganische Bildungen von bis zu 7 cm Durchmesser und 10 cm Höhe, und somit von der in Kapitel 5 beschriebenen Reihe Spurentaxa auszuschließen. Die rezenten „Sandkegel“ unterscheiden sich von den zuvor beschriebenen Spurenfossilien durch: a) ihre Orientierung entlang von kleinen Tälern, welche durch Windausblasungen entstanden sind, b) konzentrische Lagen am Top, die einen Anschnittseffekt darstellen, c) die Zusammensetzung der Kegel aus mehreren parallelen Schichten ohne cone-in-cone Strukturen, die den Kegel queren und an der gesamten äußeren Fläche erkennbar sind, d) teilweise zwei oder mehr Kegel übereinander, an deren Übergang sich der Durchmesser der Struktur schlagartig verringert, um dann nach oben hin wieder langsam zuzunehmen, e) in Einzelfällen erhaltene „Sedimentkragen“ als Verbindung zwischen den Kegeln, f) keine umgebende Schichtung und keine Wandung/Lining, g) keine zentrale Röhre. Die weiteren durch ANDRÉE 1912 beschriebenen devonischen und kambrischen Strukturen entsprechen den Ichnogattungen *Bergaueria* (Unterdevon; ANDRÉE 1912: 543, Taf. 7 Fig. 1-2) und *Conichnus* (Unterkambrium; ANDRÉE 1912: 543, Taf. 7 Fig. 4). Obwohl ANDRÉE 1912 die Kegelstrukturen sehr genau untersuchte und eine organische, durch tierische Aktivitäten erzeugte, Bildung diskutierte, schloss er diese Möglichkeit für die Spuren *Bergaueria* (Unterdevon) und *Conichnus* (Unterkambrium) fälschlicherweise aus. Er folgte damit DEECKES 1906 Deutung, der bereits seine Strandbeobachtungen auf die kambrischen Kegel von Bornholm übertragen hatte. Zum gleichen Schluss kommt SCHUDEBEURS 1969, der ebenfalls die anorganische Entstehung der unterkambrischen Kegel favorisierte. Er bildete hierzu rezente Sandkegel, ähnlich denen von DEECKE 1906, ab (SCHUDEBEURS 1969: Abb. 36). Folgt man den oben genannten Autoren (DEECKE, ANDRÉE und SCHUDEBEURS), so sind alle Kegel (rezent, devonisch oder kambrisch) durch das Einsickern von Feuchtigkeit in den trockenen Strandsand und anschließender Verhärtung durch Bindemittel (Kalk, Eisenkarbonat) entstanden. Derartige Erscheinungen sind in großem Maßstab rezent z.B. in Flussniederungen oder küstennahen Sandschichten zu beobachten, die von eisenhaltigem Grundwasser durchflossen werden. Nahe der Oberfläche tritt das Eisen in Kontakt mit Luftsauerstoff, oxidiert und verkittet den Sand zu Raseneisenstein bzw. Ortstein. Hierdurch werden zusammenhängende Schichten mit teilweise so hohem Eisengehalt und so großer Härte gebildet, dass in historischer Zeit eine

Tafel 10 (S. 110) Nach Sturm trockengefallene Sandflächen am Strand von Gahlkow am Greifswalder Bodden, Aufnahme vom 2.10.2010: **A** verendeter Polychaet in seiner Spur, vermutlich Erzeuger trichterförmiger Baue. **B** *Monocraterion*-ähnliche, trichterförmige Lebensspur mit zentralem Schacht, Trichter 2 cm Ø, in der Umgebung schemenhaft sichtbare Kriechspuren; erzeugender Organismus nicht mehr im Bau vorhanden. **C** Uhrglasförmige Sedimentaufwölbung über intrasedimentärer Gasblase, Ø 3 cm, Sediment vermutlich durch Mikroorganismen und/oder Schleim gebunden; bei fossiler Erhaltung solcher Strukturen und nicht erkennbarer Oben/Unten-Orientierung Verwechslungsmöglichkeiten mit trichterförmigen Lebensspuren.



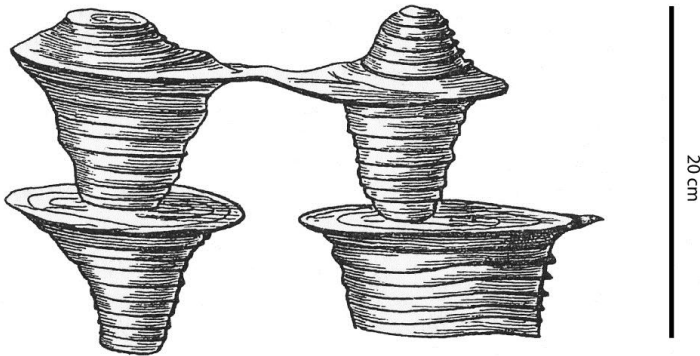
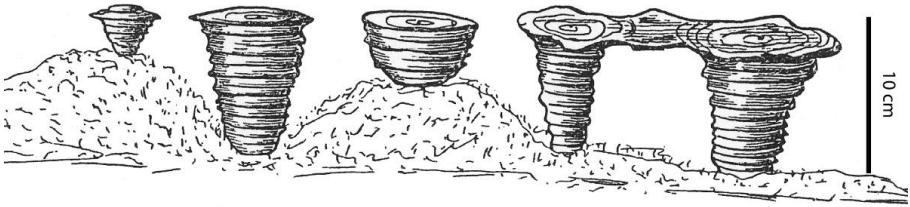


Abb. 9 Sandkegel rezenter Küstensande (verändert nach DEECKE 1906)

Verhüttung bzw. die Nutzung als Baustein möglich war (SALESCH 1996, SCHULZ 1998). Die hier besprochenen anorganischen Kegelstrukturen sind jedoch nicht durch Verkittung mit Eisenkarbonat entstanden, da sie dann braun gefärbt sein müssten. Außerdem weisen sie eine so geringe Härte auf, dass sie nach dem Austrocknen des Sandes innerhalb von Stunden verschwinden. In Frage kommt somit nur eine partielle Verhärtung von Teilen des Sandes durch ein wahrscheinlich kalkiges Bindemittel. DEECKE 1906 erwog, dass der benötigte Kalk möglicherweise von Muschelschalen herrührte, die durch Huminsäuren auf- oder angelöst wurden. Die Huminsäuren könnten durch Regen aus in den Sand eingewehten Humusbestandteilen herausgelöst werden. Ein eindrucksvolles rezentes Beispiel für diese Strukturen von einem Sandstrand auf Rügen wurde vor einigen Jahren in einer lokalen Tageszeitung abgebildet (Taf. 11 Fig. A).

Eine andere Möglichkeit der Entstehung ähnlicher Strukturen wurde von MOUNT 1993 diskutiert. Diesem lagen röhrenähnliche, zylindrische Sedimentgebilde aus un-

Tafel 11 (S. 112) Original-Photographien von D. Krausse aufgenommen am 16.6. 2004 bei trockenem und stark windigen Witterungsbedingungen. **A** veröffentlicht in der Ostsee-Zeitung vom 6.7.2004 (S. 5), Titel: Wind formt Figuren aus Sand. Ort: Bakenberg/Mövenort (Rügen), während eines Sturmes aufgenommen, die Gebilde verschwanden lt. Text innerhalb weniger Stunden. **B** zeigt den Internbau eines solchen Kegels.

terkambrischen Sandsteinen Australiens vor. Angenommen wurde hier ein schnelles vertikales Durchströmen von Sandschichten mit Wasser, wobei die Wasserströmungen lokal sehr unterschiedlich ausgeprägt waren und in eng begrenzten Bereichen zu einer Verflüssigung des Sedimentes führten, so dass die erwähnten röhrenähnlichen Gebilde (fluidization pipes) entstanden. In den randlichen Bereichen dieser Röhren sind verstärkt feine, tonige Sedimentbestandteile konzentriert, die im Inneren der Röhren ausgespült wurden.

Wie auch immer – die Entstehung der in seltenen Fällen rezent an den Stränden zu beobachtenden Sandkegel bleibt derzeit noch rätselhaft und sollte Anlass zu weiterer Beobachtung und Forschung sein. Anzunehmen ist, dass auch diese Strukturen (genauso wie andere Sedimentstrukturen wie z.B. Wellenrippeln), unter bestimmten Bedingungen fossil erhaltungsfähig sind und dann Spurenfossilien vortäuschen können.

Astropolithon

SEILACHER (1995: 5, Abb. 4-6; 1997: 18-20, Abb. 7-9; 2008: 22-23, Abb. 8-9) beschrieb unter diesem Begriff Entwässerungsstrukturen aus präkambrischen (Proterozoikum, Ediacarium) Sandsteinen. Hierbei handelt es sich um konzentrische oder radialstrahlige Strukturen von etwa 20 cm Durchmesser. Ursprünglich wurde Astropolithon von einem 2 m mächtigen und etwa 1,8 Milliarden Jahre alten Sandsteinblock aus Australien (Nord Territorium) beschrieben. Die zunächst als Medusen gedeuteten Strukturen bilden sich als Erhebungen auf der Oberfläche ab. Handelte es sich tatsächlich um Medusen, wären jedoch flache Vertiefungen zu erwarten. Zudem wären diese vermuteten Medusen aus Australien dreimal älter als die bisher bekannten Medusen-Fossilien. Ferner führen ein zentraler zylindrischer Kanal und die radialen Furchungen tief ins Sediment hinein. SEILACHER 1997 kam deshalb zu dem Schluss, dass es sich bei diesen Strukturen um Sandvulkane, also Entlastungsstrukturen, handelt. Wassergesättigtes Sediment wird durch zunehmenden Auflastdruck instabil. Bei geringsten Erschütterungen wird der Sand „flüssig“ (Quicksand) und das unter Spannung stehende Wasser entweicht samt Sandkörnern nach oben. Durch Mikrobennatten kann die oberste Sedimentschicht versiegelt sein, dann kommt es erst zu einer Aufdomung und das Wasser entweicht durch entstehende radialstrahlige Dehnungsrisse. Ohne versiegelnde Mikrobennatten kommt es zur Aufschüttung eines Sandkegels (Epirelief) an der Sedimentoberfläche ohne radialstrahlige Furchen (SEILACHER & al. 2002: 260, Abb. 7-8).

Überraschenderweise ist „*Astropolithon*“ ursprünglich von DAWSON 1878 aus dem unteren Kambrium von Nova Scotia (Kanada) als primitiver Pflanzenrest beschrieben worden (CRIMES & al. 1977: 111). Erst 12 Jahre später beschrieb DAWSON dann die gleichen Stücke als mögliche Öffnungen von Bauten. Die Interpretation von „*Astropolithon*“ als Spurenfossil (Ruhespur oder Fressbau von Coelenteraten) findet sich noch in CRIMES & al. (1977: 111,133, Tab. 3) und FREY & SEILACHER 1980. Neuere Untersuchungen von PICKERILL & HARRIS 1979 ergaben, dass mit der Typspezies *A. hindii* ein abiogen entstandener Sandvulkan vorliegt. Aufgrund dieser Tatsache errichteten PICKERILL & HARRIS 1985 das neue Ichnotaxon *Astropolichnus*. In dieser neuen Ichnogattung wurden alle Strukturen biogenen Ursprungs, die zuvor zu *Astropolithon* gestellt wurden, zusammengefasst. *Astropolichnus* PICKERILL & HARRIS, 1985 kennzeichnet sich durch sehr flache, vertikale Zylinder und einen L/D-Verhältnis von 1:3. Die Basis wird gegliedert durch radiale Rippen die einen zentralen Axialzylinder er-

kennen lassen, wodurch sich *Astropolichnus* von *Conichnus* und *Bergaueria* unterscheidet (PEMBERTON & al. 1988).

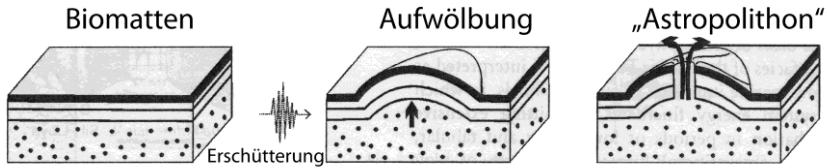


Abb. 11 Zur Entstehung von „Astropolithon“ durch Ausbildung oberflächenversiegelnder Biomatten (verändert nach SEILACHER & al. 2002: 260, Abb. 8).

Entwässerungsstrukturen in unkonsolidierten Sedimenten

Aus quartären unverfestigten sandigen Ablagerungen Spaniens berichteten DIONNE & ALBERTI 2000 große zylindrische Strukturen. Die vertikal zur Schichtung angelegten röhrenförmigen Zylinder sind mit 225 cm Länge und bis zu 40 cm Durchmesser die größten der hier beschriebenen Strukturen. Der untere Abschnitt der Zylinder besteht aus mehreren konzentrischen Lagen, der Mittelteil besteht aus zwei riesigen Kegeln und der obere Teil ist mit Sand mittlerer Korngröße verfüllt. DIONNE & ALBERTI 2000 gingen von einer anorganischen Entstehung dieser Struktur aus und machten aufsteigendes Wasser dafür verantwortlich. Durch überlagerndes Sediment nimmt der Auflastdruck zu und setzt das Porenwasser zunehmend unter Druck, welches dann an Schwächenzonen in einer Art Steigleitung entweicht. Dadurch entstehen typische röhrenförmige Strukturen. Bereits 1971 berichtete DIONNE ähnliche Strukturen aus dem Quartär der Saguenay-Region und kam zu einer ähnlichen Deutung ihrer Entstehung. Im Unterschied zu den beschriebenen Spurenfossilien wird hier die Schichtung, ohne das diese umgebogen wird, scharf abgeschnitten. Teilweise werden auch bereits deformierte Sedimentschichten unverändert durchschlagen. Die Zylinder können sich sowohl zum Liegenden als auch zum Hangenden hin verjüngen. Der interne Aufbau der Strukturen ist sehr unregelmäßig. Zusätzlich gaben DIONNE & ALBERTI (2000: Tab. 1-3) eine zusammenfassende Übersicht über weitere Publikationen, in denen zylindrische, vertikale Strukturen behandelt werden. Auch das Größenspektrum der bisher beschriebenen konischen Spurenfossilien wird durch diese Entlastungsstrukturen deutlich in ihrer Dimension übertroffen. Sehr genaue Beschreibungen solcher Entwässerungsstrukturen auch aus limnischen Ablagerungsbereichen lieferte ALLEN 1961. Darin wurden bis zu 1 m lange zylindrische Strukturen mit variierendem Durchmesser von 3-25 cm aus Flussablagerungen beschrieben. Besonders unterhalb von Siltsteinlagen nimmt der Durchmesser der Strukturen zu. Teilabschnitte dieser Röhren können auch etwa 1 m horizontal verlaufen, bevor diese dann wieder senkrecht die überlagernden Schichten durchschlagen. Das Internegefüge dieser Röhren ist strukturlos.

Tutenmergel

Zweifelsfrei handelt es sich hier um eine anorganische Bildung, wie dies bereits HAUSMANN 1814 (siehe dazu SCHULZ 2003: 326) beschrieben hat. Dennoch erinnern diese Tuten mit ihren typischen cone-in-cone-Strukturen stark an unsere kegelförmigen unterkambrischen Spurenfossilien, weshalb an dieser Stelle kurz auf diese anorganische Bildung eingegangen werden soll. Das wichtigste Unterscheidungskriterium ist zunächst das Vorkommen. Wie der Name schon sagt, handelt es sich bei dem Gestein um einen Mergel, der meist durch Entmischung von stark kalkigen und humosen Mergeln gebildet wird. Dabei wachsen Kalkfaserkristalle, an deren Enden sich die Tonpartikel der humosen Lagen anreichen. So werden die typischen kegelförmigen „Tüten“ gebildet, welche durch das Kristallwachstum selbst nach oben herausgedrückt werden. Ein weiterer wichtiger Unterschied zu den Ichnotaxa besteht in dem kontinuierlichen Zuwachs des Durchmesser mit jedem neuen Konus (vgl. SCHULZ 2003: 326, Abb. 9.9.5). Die Anreicherung von Tonpartikeln in bestimmten Lagen könnte auf den ersten Blick ein Lining vortäuschen. Der unruhige, sägezahnartige Verlauf dieser Tonlagen und ihr Vorhandensein am Ende faseriger Kalzitkristalle machen diese Deutung jedoch unmöglich. Aus Geschieben sind die Tutenmergel nur aus dem Lias bekannt.

Kugelförmige anorganische Bildungen in Sandsteingeschieben

Taf. 9 Fig. D-E

Derartige Strukturen treten nach Beobachtung der Autoren nur in der Variante von Skolithen-Sandsteingeschieben auf, in der die Skolithen-Röhren und teils auch Schichten des Sandsteins durch Hämatit rötlich gefärbt sind. Sie wurden bereits in der Vergangenheit wiederholt aus Geschiebefunden mitgeteilt und verschieden gedeutet bzw. diskutiert (SCHWENZER 1973, RUDOLPH 1986, BILZ 1995: Abb. 22, TIEDEMANN 1989). BILZ 1995 und TIEDEMANN 1989 gingen bereits von einer mit großer Wahrscheinlichkeit anorganischen Genese der Strukturen aus. Je nach Schnittlage an den Außenflächen der Geschiebe kann der Eindruck angeschnittener Röhren oder Trichter entstehen. Es handelt sich jedoch immer um kugelförmige Körper, die zum Teil in bestimmten Lagen angereichert sind. Die störungsfreie gegenseitige Durchdringung der Körper (bzw. der Färbungszonen) und die fehlende Wandung belegen eine anorganische Genese. Vermutlich handelt es sich um kugelförmige Reduktions-/Oxidationszonen, wobei im Inneren der Kugeln ein reduzierendes Milieu herrschte. Das reduzierende Milieu wurde möglicherweise durch ehemals im Sediment vorhandene, organische Partikel oder Minerale, wie z.B. Uranmineralkörnchen, verursacht (VINX 2009, pers. Mitt.).

Es ist darauf hinzuweisen, dass diese Körper keine eigentliche Wandung besitzen, sondern dass lediglich eine Verfärbung des Sedimentes eine solche vortäuscht. Die Verfärbungen stellen lediglich im Sandstein vorhandene, chemisch gebildete, kugelförmige Hämatithäutchen ohne eine zugrundeliegende primäre Sedimentstruktur dar.

7 Diskussion

Wie die vorangegangene Darstellung kambrischer Spurenfossilien und anorganischer Bildungen gezeigt hat, ist es nicht in jedem Falle einfach, den Ursprung kegelförmiger, im Gestein vorkommender Strukturen zu ergründen.

Dennoch kann eine anorganische Genese der hier vorgestellten unterkambrischen Sedimentstrukturen vom *Conichnus*-Typ, wie dies durch DEECKE 1906, ANDRÉE 1912, WESTERGÅRD 1931, STEHMANN 1934, SCHUDEBEURS 1969 und zuletzt von BARTHOLOMÄUS 1993 vertreten wurde, ausgeschlossen werden.

Beobachtungen einer senkrecht oder nahezu senkrecht zur Schichtung stehenden Wandung und das Abbiegen der Schichtung an dieser Wandung sowie die Anreicherung von Tonpartikeln (Lining) unterstützen die Deutung als organische Bildungen. Schließlich erkannte SCHUDEBEURS 1989 zwanzig Jahre nach seiner ersten Deutung den organischen Ursprung der kambrischen Kegel an. In einem Folgeartikel sollten diese auch benannt werden. Leider ist es dazu nie gekommen, jedoch lassen sich von SCHUDEBEURS und anderen zuvor beschriebene, aber nicht benannte Spuren bekannten Ichnotaxa zuordnen.

In seiner umfangreichen Arbeit über Spurenfossilien in unterkambrischen Sandsteinen griff BARTHOLOMÄUS 1993 ebenfalls das Problem der „Sandkegel“ auf. Zu diesen stellte BARTHOLOMÄUS 1993 die Formen von SCHUDEBEURS (1969, Abb. 30, 32-34; 1989, Abb. 3, 12) und WETZEL (1970: Taf. 5-6), schloss aber die Formen in BRUUN-PETERSEN 1973: Abb. 2-4 aus. Trotz der geschleppten Schichtung und den erkennbaren cone-in-cone-Strukturen bei SCHUDEBEURS (1989: Abb. 12) ließ BARTHOLOMÄUS 1993 die Frage nach deren Entstehung weitgehend unbeantwortet. Es wurde verwiesen auf die biogene Deutung von SCHUDEBEURS 1989 und die physikalische Entstehungsmöglichkeit für Chevron-Strukturen nach CURRAN & FREY 1977, ohne dass vom Autor eine der beiden Möglichkeiten favorisiert wurde.

Nach Meinung der Autoren gehören die Stücke in SCHUDEBEURS (1969: Abb. 28-29, 32, 33, 34; 1989: Abb. 12), BRUUN-PETERSEN (1973: Abb. 2-3, 8), SCHÜTZ (1996: 118, Abb. 1-6) sowie das als problematisches Spurenfossil von HOFFMANN & STANGE 2005 beschriebene Exemplar, da keine zentrale Röhre erkennbar ist, zur Ichnogattung *Conichnus*. Der in SCHUDEBEURS (1989: Abb. 12) zu erkennende zentrale Bereich ist mit größerem Material verfüllt und wird aufgrund des unscharfen Übergangs als Fluchröhre der verursachenden Seeanemone gedeutet. Ferner ist fraglich, ob Abb. 12 in SCHUDEBEURS 1989 tatsächlich zu Abb. 5 gehört, da die gezeigten Koni auf der polierten Oberfläche deutlich tiefer ins Sediment hineinreichen als dies bei WETZEL 1970 gezeigt wurde. Bei WETZELS 1970 Exemplar scheint der Durchmesser größer als die Tiefe zu sein, umgekehrt ist das Verhältnis bei SCHUDEBEURS 1989! Wie sich bei unseren Untersuchungen herausstellte, ist die Vermutung, dass die konischen Röhren sich verzweigen könnten (HOFFMANN & STANGE 2005: 132), nicht haltbar. Der Eindruck entsteht durch das Einsetzen der Trichter auf unterschiedlichen Schichtniveaus, worin auch die unterschiedlichen Durchmesser der Trichter ihre Begründung finden (Taf. 3 Fig. D).

Das von ZESSIN (2009: 62-64, Abb. 27-34) errichtete Ichnotaxon *Bergaueria lagingi* aus Niedersachsen ist zu *Conichnus* zu stellen, da gerade für *Bergaueria* die cone-in-cone-Strukturen untypisch sind. Ob es sich um ein neues Spurentaxon handelt, bleibt aufgrund der ungewöhnlichen Erhaltung fraglich.

Die Stücke aus SCHUDEBEURS (1969: Abb. 30-31) und SCHUDEBEURS (1989: Abb. 5) – identisch mit WETZEL (1970: Abb. 5-6) – gehören zu *Monocraterion* isp., da hier schwach erkennbar zentrale Röhren vorhanden sind.

Eindeutig nicht zu den hier vorgestellten Spurenfossilien stellen die Autoren die mit Sicherheit anorganisch entstandenen, in unterkambrischen Skolithen-Sandsteinen auftretenden, sich z.T. durchdringenden Rundkörper mit etwa 1 mm „Wandstärke“ bei SCHWENZER 1973: 125-127, RUDOLPH 1986: 97-109, TIEDEMANN 1989 und BILZ 1995: 126, Abb. 22. Im Wesentlichen folgen wir hier der Deutung von TIEDEMANN 1989 und VINX (pers. Komm. 2009) als chemisch-frühdiagenetisch entstandene kugelförmige Strukturen.

Die bereits angesprochenen Bauten von WETZEL (1970: 20-21) stammen aus einem Kieler Großgeschiebe. Die Deutung als *Bergaueria* ist aufgrund des L/D-Verhältnisses und der fehlenden basalen Protrusion abzulehnen. Interessant ist die Beobachtung von WETZEL 1970, dass sich halbkugelige Vertiefungen, bedingt durch die Auskleidung mit einer feinen Tapete aus Ton und kohligter Substanz, einfach herausnehmen ließen.

Die von ANDRÉE 1912 als kambrische Kegel aus dem Nexø-Sandstein von Bornholm abgebildeten Stücke werden von den Autoren ausnahmslos zu *Conichnus* gestellt. Die Beschreibung von ANDRÉE 1912 passt exakt zu den Beobachtungen an den hier vorgestellten Stücken. Dies gilt sowohl für die generelle Morphologie (Höhe, Durchmesser, Ausbildung konzentrischer Ringe, Kegelform als auch für die Beobachtung von Muskovitanreicherungen, welche die konzentrische Struktur in ihrer Ausprägung verstärken.

Die devonischen Spurenfossilien aus ANDRÉE 1912 aus den Koblenzschichten von Marburg sind hingegen zu *Bergaueria* stellen.

Interessant ist die Abbildung eines zu zwei Dritteln aus dem unterkambrischen Ursprungsgestein herausgelösten Konus (ANDRÉE 1912: Taf 7 Fig. 3). Scheinbar wird durch die Anreicherung von Tonmineralen in dünnen Lagen ein Herauslösen erleichtert, da diese Lage leichter verwittert als der Quarzit. Die vollständige Herauslösung ganzer dreidimensionaler Spuren mit Kegelform ist durchaus vorstellbar. Die Literaturrecherche ergab, dass bereits THORSEN 1931 die Spuren ganz treffend als „in der Erde stehende Karotten“ beschrieb, welche auch ab und zu solitär vom umgebenden Sediment herausgelöst gefunden werden können. Vom Umgebungsgestein durch feine Glimmerhäutchen getrennte und auch vollständig herausgelöste „Kegel“ mit einem maximalen Durchmesser von 5 cm berichtet auch HANSEN 1936: 49 vom Steinbruch Strøby. Das leichte Herauslösen der einzelnen Koni aus dem Umgebungsgestein beschrieb PACZEŚNA (2010: 97, Abb. 3) auch für *Bergaueria*, *Conichnus* und *Conostichus* (siehe auch RUDOLPH 2004). Die vorgestellten Beobachtungen an konusförmigen Spuren stimmen ebenfalls gut mit den Beobachtungen von WETZEL 1970 und JENSEN 1997 an den Trichtern von *Monocraterion* überein.

Dies zeigt klar, dass die Ausfüllungen von Trichtern, die in den beschriebenen unterkambrischen Sandsteinen bzw. Quarziten vorkommen und die durch Tonminerale zum umgebenden Gestein abgetrennt sind, allgemein leicht herauszulösen sind. Ganz ähnliche Beobachtungen beschrieb HALLAM 1960 übrigens auch für seine neue unterjurassische Spurengattung *Kulindrichnus*. Hier führt der Materialunterschied von phosphatischer Hülle der Spur zum kalkigen Umgebungsgestein ebenfalls zur leichten Herauslösung der Spuren als isolierte faustgroße, walzen- oder tonnenförmige Körper.

Es kann davon ausgegangen werden, dass Spuren, die eine Wandung aus vom Umgebungsgestein verschiedenem Material besitzen, teilweise auch isoliert gefunden werden können.

Die Literaturdaten und die hier vorgestellten Neufunde führten zu der Erkenntnis, dass, u.a. bedingt durch unterschiedliche Erhaltungsmodi, identische Spuren bis in die jüngste Vergangenheit völlig unterschiedlich gedeutet wurden und zudem unnötige „neue“ Spurenfossiltaxa „begründet“ wurden. Gerade bei Geschiebefunden ist jedoch stets mit sehr variablen Erhaltungszuständen von Spurenfossilien zu rechnen, die bei Beschreibungen zwingend berücksichtigt werden müssen. Eine solide Ichnotaxobasis sollte stets Grundlage der Beschreibung neuer Spurenfossiltaxa sein (vgl. z.B. PICKERILL 1994, GOLDRING et al. 1997, BROMLEY 1999: 159 ff. und BERTLING 2007).

In ihrer sehr ausführlichen Revision kegelförmiger Ichnofossilien (*Conostichus*, *Bergaueria*, *Kulindrichnus*, *Conichnus*, *Amphorichnus*, *Dolopichnus*, *Astropolichnus*, *Calycraterion*, *Margaritichnus* und *Mammilichnus*) gaben PEMBERTON & al. 1988 eine gute Übersicht über die morphologischen Charakteristika und deren Signifikanz für die Unterscheidung von Ichnogattungen und Ichnospezies. Nach ihren Beobachtungen hat das Verhältnis von Durchmesser/Länge, trotz möglicher Erosion der Spuren eine erhebliche Signifikanz. So liegt das L/-Verhältnis für *Dolopichnus* bei etwa 4:1, für *Conichnus* bei 2:1 und für *Bergaueria* und *Kulindrichnus* bei ca. 1:1 bis 2:1 mit geringen Überschneidungen. Eine mögliche Ornamentierung der Wandung ist abhängig von der Korngröße und der Substratkonsistenz. Für die hier beschriebenen Ichnogattungen ist kein spezifisches Wandungsmuster bekannt - die Wandung ist in der Regel glatt. Die apikalen Protuberanzen, wie sie für *Conostichus* typisch sind, können auch für *Conichnus* gefunden werden. Die spezifische Ausprägung dieser Protuberanzen wird für die Unterscheidung einzelner Ichnospezies genutzt. Bei *Dolopichnus* ist lediglich eine terminale Ausdehnung ausgebildet. Da nahezu alle kegelförmigen Spurenfossilien auf die Aktivitäten von Coelenteraten zurückgeführt werden, haben deren unterschiedlichen Morphologien nicht nur Bedeutung für die Taxonomie sondern auch für die ethologische Interpretation (Verhalten). So werden die apikalen Protuberanzen bei *Conichnus* und *Dolopichnus* als Überlieferung des basalen Körperabschnittes interpretiert, der als Grab- und Ankerorgan fungiert. Aufgrund dessen können diese Spurentaxa als Wohnbauten interpretiert werden (PEMBERTON et al. 1988). Andere Taxa, z.B. *Bergaueria*, zeigen keine derartigen Modifikationen, hier dienen radiale Streifen oder konzentrische Einschnürungen der Artunterscheidung. Das Fehlen modifizierter basaler Protuberanzen legt die Vermutung nahe, dass es sich hierbei eher um Ruhespuren handeln könnte. Zu derselben ethologischen Deutung kommt PACZEŠNA 2010 aufgrund des fehlenden Linings. Schwierigkeiten bestehen bei der Deutung interner Strukturen wie Lining, v-förmige Verfüllung der Spuren oder zentrale Zylinder. Die Ausbildung eines Linings ist abhängig von dem Verhalten und tritt nach PACZEŠNA 2010 bei den meisten Wohnbauten auf. Somit stellt das Vorhandensein von Linings kein artspezifisches Merkmal dar. Zudem ist seine Ausbildung abhängig von der Sedimentationsgeschwindigkeit, der Substratkonsistenz und der Korngröße.

Deshalb sollte diesem Merkmal nicht zuviel Bedeutung beigemessen werden (FÜRSICH 1974). Die typischen cone-in-cone-Strukturen einiger der hier beschriebenen Spuren, vor allem aber von *Conichnus*, entstehen offensichtlich durch die langsame Aufwärtmigration des erzeugenden Organismus, um mit der Sedimentation schrittzuhalten bzw. bei erhöhter Sedimentation nicht verschüttet zu werden. Auch

diese Internstrukturen, die eine Reaktion auf die Sedimentationsrate darstellen, sollten keinen Einfluss auf die Taxonomie haben.

Dass für die meisten konusförmigen Spuren ausschließlich Seeanemonen als Erzeuger in Betracht kommen, geht auf umfangreiche aktualistische Untersuchungen (Pax 1934, SCHÄFER 1956, 1962, SHINN 1968, PEMBERTON & al. 1988 und PACZEŚNA 2010) zurück. Seeanemonen weisen in Abhängigkeit vom besiedelten Substrat unterschiedliche Morphologien auf. So besiedeln z.B. Formen mit ausgebildeter Fußscheibe Hartsubstrate, während andere Formen auf eher reine Sande spezialisiert sind und spezifische Korngrößen bevorzugen (vgl. PAX 1934: *Ceriantharia* z.B. sind an weiche Sandgründe gebunden und meiden Schlamm: S. III e 12, während *Actinaria* mit entwickelter Fußscheibe sowohl harte als auch eher weiche Untergründe, wie neuzeitlich auf dem Meeresgrund entsorgte Schuhe, besiedeln: S. III e 143). Die Substratabhängigkeit konnte PACZEŚNA (2010: 100, Abb. 5) nun auch für die unterkambrischen Spuren *Conichnus* und *Bergaueria* belegen. Diese könnte der Grund dafür sein, dass kaum andere Ichnotaxa, wie z.B. *Conostichus* u.a., welche auch durch Seeanemonen verursacht werden, in den unterkambrischen Sandsteingeschieben Norddeutschlands und Bornholms auftreten. Ferner könnte die strenge Substratabhängigkeit auch eine Erklärung dafür liefern, weshalb in den nur 90 km nördlich gelegenen, gleichaltrigen Ablagerungen des Hardeberga-Sandsteines diese Spuren nach Kenntnis der Autoren nicht vorkommen. Häufig kommen in turbulentem Wasser auf sandigen Substraten Seeanemonen vor, die ihre Bauten mit einem dünnen Lining versehen und sich filtrierend ernähren. Ausgehend von der Korngröße und dem vorhandenen schwachen Lining bei vielen *Conichnus*-Exemplaren gibt die aktualistische Beobachtung, übertragen auf die unterkambrischen Spuren, ein recht deutliches Bild der potenziellen Erzeuger der hier beschriebenen Spurenfossilien.

Durch die hier vorgenommenen detaillierten Beschreibungen und Hinweise auf erhaltungsbedingte Unterschiede sollen die Schwierigkeiten der Bestimmung kegelförmiger Lebensspuren aus Geschiebefunden aus dem Weg geräumt werden. Letztendlich zeichnet sich ab, dass die in unterkambrischen Geschiebesandsteinen bzw. –quarziten zu findenden kegelförmigen Spurenfossilien überwiegend zu den bekannten Ichnogattungen *Conichnus* und *Monocraterion* zu stellen sind. Die Ichnogenera *Conichnus* und *Bergaueria* werden üblicherweise als Domichnia von Coelenteraten wie Seeanemonen interpretiert, während es sich bei *Monocraterion* wahrscheinlich um ein kombiniertes Dom-/Fodinichnion, vermutlich wurmähnlicher Organismen, handelt. Bei dieser Spur ist generell ein dünner, zentraler Schaft (ehemalige Wohnröhre) vorhanden.

Die auf der Oberfläche der Geschiebe sichtbaren Trichterstrukturen zeigen oftmals im Inneren konzentrische Ringe. Diese sind als die Anschnitte der durch Erosion gekappten cone-in-cone-Strukturen zu verstehen und belegen, dass die Spuren ursprünglich länger waren. Die Oberfläche der Geschiebe mit den sichtbaren Strukturen stellt also in den meisten Fällen keinesfalls die ursprüngliche, zuletzt besiedelte, Sedimentoberfläche dar. Auch SEILACHER 1999 wies darauf hin, dass nur in den seltensten Fällen (z.B. bei Versiegelung der Sedimentoberfläche durch Biomatten) die oberste Sedimentlage erhalten bleibt. In der Regel sind die scheinbar oberflächlichen Spuren also „undertraces“, d.h. Spuren, die sich durch mehrere Sedimentlagen in tiefere und somit besser erhaltungsfähige Bereiche hindurch gepaust haben. Dieser Befund spielt für die intrasedimentären konischen Formen und deren Erhaltung nur eine untergeordnete Rolle, sollte jedoch bei der Diskussion um *Monocraterium tentaculatum* Berücksichtigung finden.

Die Erzeuger der Spuren mussten sich den Sedimentationsraten des flachmarinen Bereiches anpassen und die Bauten oftmals nach oben erweitern, so dass das Phänomen der quasi ineinander gestapelten Trichter entstand. Diese Strukturen sind nur im jeweils letzten bewohnten Abschnitt der Trichter nicht zu erwarten.

Für Anregungen und weiterführende Hinweise sind die Autoren dankbar!

Danksagung. Für die Erstellung der Anschliffe, welche erst wesentliche Aussagen zum Innerebau erlaubten, danken die Autoren der Präparationswerkstatt Münster unter Leitung von Herrn G. SCHREIBER. Den Herren J. STANGE (Oranienburg) und J. KALBE (Freie Universität Berlin) sei herzlich für die Überlassung ihrer Funde für die Bearbeitung gedankt. Besonders dankbar sind wir Herrn D. KRAUSSE für die Nutzungserlaubnis seiner Photographien rezenter Sandkegel. Ein weiterer Dank richtet sich an Markus POSCHMANN (Landesamt für Bodendenkmalpflege Rheinland-Pfalz) für seine Unterstützung bei der Suche nach devonischen *Bergaueria*-Spuren.

Literatur

- ABAD M, RUIZ F, PENDÓN JG, TOSQUELLA J, GONZÁLEZ-REGALADO ML 2006 Escape and equilibrium trace fossils in association with *Conichnus conicus* as indicators of variable sedimentation rates in Tortonian littoral environments of SW Spain – *Geobios* **39**: 1-11, 5 Abb., Lyon.
- ALLEN JRL 1961 Sandstone-plugged pipes in the Lower Old Red sandstone of Shropshire, England – *Journal of Sedimentary Petrology* **31** (3): 325-335, 5 Abb., Boulder.
- ALPERT SP 1973 *Bergaueria* Prantl (Cambrian and Ordovician), A Probable Actinian Trace Fossil – *Journal of Paleontology* **47** (5): 919-924, 1 Taf., 2 Abb., 1 Tab., Washington DC.
- ALPERT SP & MOORE JN 1975 Lower Cambrian trace fossil evidence for predation on trilobites – *Lethaia* **8**: 223-230, 6 Abb., Oslo.
- ANDRÉE K 1912 Über Sand- und Sandsteinkegel und ihre Bedeutung als Litoralgebilde – *Geologische Rundschau* **3** (8): 537-543, 7 Abb., Stuttgart
- ARAI MN & MCGUGAN A 1968 A problematical Coelenterate (?) from the Lower Cambrian, near Moraine Lake, Banff Area, Alberta – *Journal of Paleontology* **42** (1): 205-209, 2 Abb., Taf. 36, Washington DC.
- ARAI MN & MCGUGAN A 1969 A problematical Cambrian Coelenterate(?) – *Journal of Paleontology* **43** (1): 93-94, Taf. 18, Washington DC.
- BARTHOLOMÄUS WA 1993 Spurenfossilien unterkambrischer Sandsteine aus dem Sylter Kaolinsand sowie von Eiszeit-Geschieben – *Archiv für Geschiebekunde* **1** (6): 307-328, 5 Taf., 6 Abb., 1 Tab., Hamburg.
- BERTLING M 2007 What's in a Name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy – MILLER W III (Ed.) *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*: 81-91, 5 Abb., 1 Tab., Amsterdam.
- BILZ W 1995 Geschiebefunde an den Abbruchkanten der Eckernförder Bucht – *Der Geschiebessammler* **28** (3): 109-128, 23 Abb., Wankendorf.
- BOYD DW 1975 False or Misleading Traces – FREY RW (Ed.) *The Study of Trace Fossils*: 65-83, 9 Abb., Berlin/Heidelberg/New York.
- BROMLEY RG 1999 Spurenfossilien: Biologie, Taphonomie und Anwendungen. 347 S., 188 Abb., Berlin.
- BROMLEY RG, CURRAN HA, FREY RW, GUTSCHICK RC & SUTTNER LJ 1975 Problems In Interpreting Unusually Large Burrows – [FREY RW (Ed.) *The Study of Trace Fossils*]: 351-376, 16 Abb., 1 Tab., Berlin/Heidelberg/ New York.
- BROMLEY RG, KJELDAHL-VALLON TA & VALLON LH 2010 Die kambrischen Quallen von Bornholm – *Fossilien* **27** (2): 106-112, 13 Abb., Wiebelsheim März/April 2000.
- BRUUN-PETERSEN J 1973 "Conical structures" in the lower Cambrian Balka Sandstone, Bornholm (Denmark), and in the lower Devonian Coblenz Sandstone, Marburg (Western Germany) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1973** (9): 513-528, 8 Abb., Stuttgart.
- BUCK, SG & GOLDRING R 2003 Conical Sedimentary Structures, Trace Fossils Or Not? Observations, Experiments, And Review – *Journal of Sedimentary Research* **73** (3): 338-353, 16 Abb. 3 Tab.
- CHAMBERLAIN CK 1971 Morphology and Ethology of Trace Fossils from the Ouachita Mountains, Southeast Oklahoma – *Journal of Paleontology* **45** (2): 212-246, Taf. 29-32, 8 Abb., 2 Tab., Washington DC.
- CHAMBERLAIN CK & CLARKE DL 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 Taf., 7 Abb., 2 Tab., Washington DC.
- CHISHOLM JI 1970 Lower Carboniferous trace-fossils from the Geological Survey boreholes in West Fife (1965-6) – *Great Britain Geological Survey Bulletin* **31**: 19-35, Taf. 1-4, 1 Abb., London.
- CRIMES TP, LEGG I, MARCOS A & ARBOLEYA M 1977 Late Precambrian-low Lower Cambrian trace fossils from Spain – *Geological Journal, Special Issue* **9** [CRIMES TP & HARPER JC (Eds.) *Trace Fossils* 2]: 91-138, 8 Taf., 10 Abb., 3 Tab., Liverpool.
- CRIMES TP & MCLROY D 1999 A biota of Ediacaran aspect from Lower Cambrian strata on the Digermul Peninsula, Arctic Norway – *Geological Magazine* **136** (6): 633-642, 4 Abb., Cambridge
- CURRAN HA & FREY RW 1977 Pleistocene trace fossils from North Carolina (USA), and their Holocene analogues – *Geological Journal, Special Issue* **9** [CRIMES TP & HARPER JC (Eds.) *Trace Fossils* 2]: 139-162, 5 Taf., 2 Abb., Liverpool.
- DAHMER G 1937 Lebensspuren aus dem Taunusquarzit und den Siegener Schichten (Unterdevon) – *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin* **57**: 523-539, Taf. 31-35, 2 Abb., Berlin.
- DAWSON JW 1878 Supplement to the 2nd edit. of *Acadian Geology*. In *Acadian Geology, the geologic structure, organic remains and mineral resources of Nova Scotia, New Brunswick and Prince Edward Island*, 3rd edit., Macmillan, London.
- DEECKE W 1906 Einige Beobachtungen am Sandstrande – *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1906**: 721-727, 6 Abb., Stuttgart.

- DIONNE J-C 1971 Fentes de cryoturbation dans la région de Québec – Revue de Géographie de Montréal **25**: 245-264, Montréal.
- DIONNE J-C 1973 Structures Cylindriques Verticales Dans Du Quaternaire A Arthabaska, Quebec – Sedimentary Geology **9**: 53-63, 5 Abb., 1 Tab., Amsterdam.
- DIONNE J-C & ALBERTI AP 2000 Structures cylindriques verticales dans un dépôt meuble Quaternaire, en Galice (Espagne) – Géographie physique et Quaternaire **54** (3): 343-349, 2 Abb., 4 Tab., Montréal (Québec).
- FILLION D & PICKERILL RK 1990 Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada – Palaeontographica Canadiana **7**: 1-119, 18 Taf., 10 Abb., Toronto-Ontario.
- FREY RW 1970 Trace Fossils Of Fort Hays Limestone Member Of Niobrara Chalk (Upper Cretaceous), West-Central Kansas – The University Of Kansas Paleontological Contributions Article **53** (Cretaceous 2): 1-41, 10 Taf., 5 Abb., 4 Tab., Kansas.
- FREY RW & HOWARD JD 1970 Comparison of Upper Cretaceous ichnofaunas from siliceous sandstones and chalk, Western Interior Region, U.S.A. – Geological Journal, Special Issue **3** (CRIMES TP & HARPER JC (Eds.) Trace Fossils): 141-166, 1 Taf., 8 Abb., 3 Tab., Liverpool.
- FREY RW & HOWARD JD 1981 *Conichnus* And *Schaubcylindrichnus*: Redefined Trace Fossils From The Upper Cretaceous Of The Western Interior - Utah – Journal of Paleontology **55** (4): 800-804, 3 Abb., Washington DC.
- FREY RW & HOWARD JD 1985 Trace fossils from the Panther Member, Star Point Formation (Upper Cretaceous), Coal Creek Canyon, Utah. Journal of Paleontology **59**: 370-404.
- FREY RW & SEILACHER A 1980 Uniformity in marine invertebrate ichnology – Lethaia **13**: 183-207, 17 Abb., 4 Tab., Oslo.
- FÜRSICH FT 1974 Ichnogenus Rhizocorallium – Paläontologische Zeitschrift **48** (1-2): 16-28, Taf. 4, 2 Abb., Stuttgart.
- GOLDRING R 1962 The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England – Paläontologische Zeitschrift **36** (3/4): 232-251, Taf. 22-23, 5 Abb., Stuttgart.
- GOLDRING R & POLLARD JE & TAYLOR AM 1997 Naming trace fossils – Geological Magazine **134** (2): 265-268, 2 Abb., Cambridge.
- GRIMMBERGER G 2008 Faunenelemente, Faunengemeinschaften und Problematika aus unterkambrischen Geschieben Norddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung des Mobergella-Sandsteins – Archiv für Geschiebekunde **4** (12): 737-808, 13 Taf., 2 Abb., Hamburg/Greifswald Dezember 2008.
- HADDING A 1929 The Pre-Quaternary Sedimentary Rocks of Sweden - III. The Paleozoic and Mesozoic Sandstones of Sweden – Lunds Universitets Årsskrift (N. F. Avd. 2) **25** (3): 1-287, 138 Abb., Lund/Leipzig.
- HALLAM A 1960 *Kullindrichnus langi* a new trace-fossil from the Lias – Palaeontology **3** (1): 64-68, Taf. 15, 1 Abb., Dyfed-Wales, UK.
- HALLAM A & SWETT K 1966 Trace fossils from the Lower Cambrian Pipe Rock of the north-west Highlands – Scottish Journal of Geology **2** (1): 101-106, 1 Taf., Edinburgh/Glasgow.
- HAMBERG L 1991 Tidal and seasonal cycles in a Lower Cambrian shallow marine sandstone (Hardeberga Fm.) Scania, Southern Sweden – Canadian Society of Petroleum Geologists. Memoir **16** [SMITH DG (Ed.) Clastic Tidal Sedimentology]: 255-274, 17 Abb., Calgary, Alberta.
- HANSEN K 1935 Einige Bemerkungen zu Stehmann's Abhandlung über das Unter cambrium und die Tektonik des Paläozoicums auf Bornholm – Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Abt. B: Geologie und Paläontologie) **1935**: 255-258, Stuttgart.
- HANSEN K 1936 Die Gesteine des Unterkambriums von Bornholm nebst einigen Bemerkungen über die tektonischen Verhältnisse von Bornholm – Danmarks Geologiske Undersøgelse IIR **62**: 1-194, 8 Taf., 36 Abb., 1 Karte, Kopenhagen.
- HANSEN M 1977 Geologie auf Bornholm – Varv Exkursionsführer Nr. 1 (2te Auflage): 96 S., zahlreiche Abbildungen, Kopenhagen.
- HÄNTZSCHEL W 1958 Oktokoralle oder Lebensspur? – Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg **27**: 77-87, 7 Abb., Hamburg.
- HÄNTZSCHEL W 1965 Vestigia Invertebratorum et Problematika – Fossilium Catalogus 1: Animalia, Pars **108**: 1-142, Gravenhage.
- HÄNTZSCHEL W 1975. Trace Fossils and Problematika – Treatise on Invertebrate Paleontology **W** [Miscellanea] Supplement 1: 269 S., 110 Abb., Boulder (Colorado) and Lawrence (Kansas).
- HOLST NO 1893 Bidrag till kännedomen om lagerfjölden inom den kambriska sandstenen - Sveriges Geologiska Undersökning (Serie C) **130**: 1-17, Stockholm.
- HOFFMANN R & STANGE J 2005 Problematisches Spurenfossil – Der Geschiebe-sammler **38** (3): 131-135, 4 Abb., Wankendorf.
- HOWARD JD 1966 Characteristic Trace Fossils In Upper Cretaceous Sandstones Of The Book Cliffs And Wasatch Plateau – Bulletin/Utah Geological and Mineral Survey. Utah Department of Natural Resources. College of Mines and Mineral Industries **80**: 35-53, 19 Abb., Salt Lake City, Utah.
- HOWELL BF 1957 New Cretaceous scolecidiform annelid from Colorado – Journal of the Paleontological Society of India **2**: 149-152, Taf. 2, Lucknow.
- JENSEN S 1997 Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south central Sweden – Fossils & Strata **42**: 1-111, 67 Abb., Oslo/Copenhagen/Stockholm/Boston.
- JENSEN S 2000 *Cheilichnus gothicus* igen. et isp., a new *Bergaueria*-like arthropod trace fossil from the Lower Cambrian of Västergötland, Sweden – Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar **122** (3): 293-296, 2 Abb., Stockholm.
- JENSEN S 2001 *Conichnus* Männil 1966, not *Conichnus* Myannil 1966 – Ichnos **8** (2): 141-142, Alberta.
- JOHNSTRUP F 1891. Abriß einer Geologie von Bornholm, als Führer zu der Exkursion der Deutschen Geologischen Gesellschaft nach der Insel Bornholm – Jahresbericht der Geographischen Gesellschaft zu Greifswald **4** (1889/90): 1-66, 2 Karten, Greifswald.
- KEUPP H 2008 Steinsalzpseudomorphosen: Scheinbare Quallen aus dem Unterkreide Plattenkalk der Crato-Formation Brasiliens – <http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches.htm>: 1-5, 3 Abb.
- KUDENOV JD 1978 The feeding Ecology of *Axiiothella rubrocincta* (Johnson) (Polychaeta: Maldanidae) – Journal of experimental marine Biology and Ecology **31**: 209-221, 7 Abb., Elsevier.
- LINDSTRÖM M & STAUDE H 1971 Beitrag zur Stratigraphie der unterkambrischen Sandsteine des südlichsten Skandinaviens – Geologica et Palaeontologica **5**: 1-7, 1 Taf., 2 Abb., 1 Tab., Marburg.
- MÄNNIL R 1966 O vertikalnykh norkakh zaryvaniya v Ordovikskikh izvestnyakakh Pribaltiki [HECKER RF (Ed.) Organizm I sreda v geologicheskom proshlom Akademiya Nauk SSSR. Paleontologicheskij Institut]: 200-207, 2 Taf., 2 Abb., Moskau.

- MCLROY D & GARTON M 2010 Realistic interpretation of ichnofabrics and palaeo-ecology of the pipe-rock biotope – *Lethaia* **43** (3): 420-426, 5 Abb., Oslo.
- MOUNT JF 1993 Formation of fluidization pipes during liquefaction: examples from the Uratanna Formation (Lower Cambrian), South Australia – *Sedimentology* **40**: 1027-1037, 6 Abb., Oxford.
- MÜLLER AH 1992 Lehrbuch der Paläozoologie 1 [Allgemeine Grundlagen] 5. Aufl., 514 S., 280 Abb., Jena (Fischer).
- NARA M 1995 *Rosselia socialis*: a dwelling structure of a probable terebellid polychaete – *Lethaia* **28**: 171-178, 8 Abb., Oslo.
- NARA M 1997 High-Resolution Analytical Method for Event Sedimentation using *Rosselia socialis* – *Palaiois* **12**: 489-494, 5 Abb., Tulsa.
- NATHORST AG 1881 Om spår av några evertebrerade djur m. m. och deras paleontologiska betydelse – Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar **18** (7): 104 S., 11 Taf., 32 Abb., Stockholm.
- ORŁOWSKI S 1989 Trace Fossils In The Lower Cambrian Sequence In The Swietokrzyskie Mountains, Central Poland – *Acta Palaeontologica Polonica* **34** (3): 211-231, Taf. 13-20, 6 Abb., Warschau.
- ORŁOWSKI S & RADWANSKI A 1986 Middle Devonian sea-anemone burrows, *Alpertia sanctacrucensis* ichnogen. et ichnosp. n., from the Holy Cross Mountains – *Acta Geologica Polonica* **36**: 233-249, 5 Taf., 2 Abb., Warschau.
- PACZEŚNA J 2010 Ichcnological record of the activity of Anthozoa in the early Cambrian succession of the Upper Silesian Block (southern Poland) – *Acta Geologica Polonica* **60** (1): 93-103, 6 Abb., Warschau.
- PAX F 1934 Anthozoa: III e 1-III e 317, 211 Abb. [GRIMPE G & WAGLER E Tierwelt der Nord- und Ostsee: Teil III e, Leipzig].
- PEMBERTON SG & FREY RW & BROMLEY RG 1988 The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils – *Canadian Journal of Earth Sciences* **25**: 866-892, 12 figs., Kanada.
- PFEFFERKORN HW 1971 Note on *Conostichus* broadheadi Lesquereux (Trace Fossil: Pennsylvanian) – *Journal of Paleontology* **45** (5): 888-892, Taf. 101, 2 Abb., Washington DC.
- PHILIPP H 1904 Paläontologisch-geologische Untersuchungen aus dem Gebiet von Predazzo – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **56**: 1-96, Taf. 1-6, 14 Abb., Berlin.
- PICKERILL RK 1994 Nomenclature and taxonomy of Invertebrate Trace Fossils – DONOVAN SK (Ed.) *The Palaeobiology of Trace Fossils*: 3-42, 3 Abb., Baltimore.
- PICKERILL RK & HARRIS IM 1979 A reinterpretation of *Astropolithon hindii* Dawson, 1878 – *Journal of Sedimentary Petrology* **49**: 1029-1036, 3 Abb.
- PICKERILL RK & PEEL JS 1990 Trace fossils from the Lower Cambrian Bastion Formation of North-East Greenland – *Grønlands Geologiske Undersøgelse* **147** [PEEL JS (Ed.) *Lower Cambrian trace fossils from Greenland*]: 5-43, 15 Abb., Kopenhagen.
- POULSEN V 1966 Cambro-Silurian Stratigraphy of Bornholm – *Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening* (Bulletin of the Geological Society of Denmark) **16**: 117-137, 3 Tab., Kopenhagen.
- PRANTL F 1946 Two new problematic trails from the Ordovician of Bohemia – *Bulletin international de l'Academie tchèque des Sciences*, **46** (3): 1-11, 2 Abb., 2 Taf., Prag.
- QUENSTEDT FA 1858 *Der Jura*. 842 S., 100 Taf., 42 Abb., 3 Karten, Tübingen (Laupp).
- QUENSTEDT FA 1879 *Petrefacten Deutschlands*. 1. Abtheilung von 6: Korallen. Die Röhren- und Steinkorallen, 1093 Seiten, zahlreiche Abb., L. F. Fues, Leipzig.
- REICH M 2001 Bemerkungen zum Spurenfossil *Skolithos annulatus* Troppe, 1989 (Unterkambrium) – *Geschiebekunde aktuell* **17**(1): 3-8, 3 Abb., Hamburg.
- RICHTER R 1926 Eine geologische Exkursion in das Wattenmeer – *Aus Natur und Museum* **1926** (10): 289-307, Taf. 17-20, 3 Abb., Frankfurt.
- RUDOLPH F 1986 Zwei rätselhafte Funde in unterkambrischen Sandsteinen – *Der Geschiebesammler* **20** (3): 97-109, 10 Abb., Wankendorf.
- RUDOLPH F 2004 Lebensspuren in unterkambrischen Geschieben – *Fossilien* **21** (3): 172-179, 14 Abb., Wiebelsheim.
- SALESCH M 1996 Raseneisenstein im Elbe-Elster-Kreis – *Natur und Landschaft in der Niederlausitz* **17**: 43-53, 4 Abb., 1 Tab., Cottbus.
- SAVRDA CE 2002 Equilibrium responses reflected in a large *Conichnus* (Upper Cretaceous Eutaw Formation, Alabama, USA) – *Ichnos* **9** (1): 33-40, 4 Abb., Alberta.
- SCHÄFER V 1956 Wirkungen der Benthos-Organismen auf den jungen Schichtverband – *Senckenbergiana Lethaea* **37** (3/4): 183-263, 35 Abb., 2 Taf., Frankfurt.
- SCHÄFER V 1962 *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. 666 Seiten, 36 Taf., 277 Abb., Frankfurt a. M. (Kramer).
- SCHALLREUTER R & HINZ-SCHALLREUTER I 2010 Schwarze Wurmrohren aus silurischen Kalkgeschieben – *Geschiebekunde aktuell* **26** (1): 1-8, 2 Abb., Hamburg/Greifswald.
- SCHINDEWOLF OH & SEILACHER A 1955 Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan) – *Akademie der Wissenschaften und der Literatur Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse* **1955** (10): 257-446, 33 Taf., 36 Abb., Mainz.
- SCHLIRF M, UCHMAN A & KÜMMEL M 2001 Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south-eastern Germany) – *Paläontologische Zeitschrift* **75** (1): 71-96, 21 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- SCHLIRF M & UCHMAN A 2005 Revision Of The Ichnogenus *Sabellarifex* Richter, 1921 And Its Relationship To *Skolithos* Halde-mann, 1840 And *Polykladichnus* Fürsich, 1981 – *Journal of Systematic Palaeontology* **3** (2): 115-131, 22 Abb., London.
- SCHMIDT M 1934 Cyclozoön philippi und verwandte Gebilde – *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 1934 (6): 1-31, 4 Taf., 2 Abb., Heidelberg.
- SCHUDEDEBEURS AP 1969 Fossiele Levenssporen Deel 2 – *grondboor en hamer* **23** (5): 169-216, 62 Abb., Oldenzaal.
- SCHUDEDEBEURS AP 1989 Zandkegelen Kegelandsteen, nader bezien – *grondboor en hamer* **43** (2): 48-57, 13 Abb., Oldenzaal.
- SCHULZ W 1998 Streifzüge durch die Geologie des Landes Mecklenburg-Vorpommern: 192 S., zahlr. Abb., 1 Karte, Schwerin (cw-Verlagsgruppe).
- SCHULZ W 2003 *Geologischer Führer für den norddeutschen Geschiebesammler*: 507 S., zahlr. Abb., 1 Karte, Schwerin (cw-Verlagsgruppe).
- SCHÜTZ E 1996 *Unterkambrische Sandtrichter* – *Geschiebekunde aktuell* **12** (4): 117-120, 6 Abb., Hamburg, November 1996.
- SCHWENZER J 1973 Problematische Spuren in einem unterkambrischen Geschiebe Schleswig-Holsteins – *Der Geschiebesammler* **7** (3/4): 125-127, 3 Abb., Wankendorf.
- SEILACHER A 1953 Studien zur Palichnologie I. Über die Methoden der Palichnologie – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **96** (3): 421-452, Taf. 14, 10 Abb., Stuttgart.

- SEILACHER A 1969 Sedimentary rhythms and trace fossils in Paleozoic sandstones of Libya [KANES WH (Ed.) Geology, archaeology and prehistory of the southwestern Fezzan]: 117-123, Taf. 1-2, 1 Abb., Libyen.
- SEILACHER A 1995 Fossile Kunst Alumbblätter der Erdgeschichte: 48 S., 16 Taf., 11 Abb., Korb.
- SEILACHER A 1997 Fossil Art: 64 S., 55 Abb., Alberta/Kanada.
- SEILACHER A 2007 Trace Fossil Analysis: 226 S., 75 Taf., 43 Abb., Berlin/Heidelberg/New York.
- SEILACHER A 2008 Fossil Art-An exhibition of the Geologisches Institut Tubingen University Germany: 101 S., 41 Taf., 51 Abb., Laasby/Dänemark.
- SEILACHER A, LÜNING S, MARTIN MA, KLITZSCH E, KHOJA A & CRAIG J 2002 Ichnostratigraphic correlation of Lower Palaeozoic clastics in the Kufra Basin (SE Libya) – *Lethaia* **35**: 257-262, 8 Abb., Oslo.
- SEILACHER-DREXLER E & SEILACHER A 1999 Undertraces of Sea Pens and Moon Snails and possible fossil counterparts - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **214** (1-2): 195-210, 10 Abb., Stuttgart.
- SHINN EA 1968 Burrowing In Recent Lime Sediments Of Florida And The Bahamas – *Journal Of Paleontology* **42** (4): 879-894, Taf. 109-112, 17 Abb., Washington DC.
- STEHMANN E 1934 Das Unterkambrium und die Tektonik des Paläozoikums auf Bornholm – Abhandlungen aus dem geologisch-palaeontologischen Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald **14**: 1-63, 10 Taf., 1 Abb., Greifswald.
- STEHMANN E 1935 Entgegnung auf Kaj Hansens Bemerkungen zu meinen Untersuchungen auf Bornholm – Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abt. B: Geologie und Paläontologie **1935**: 258-263, Stuttgart.
- STODT F 1987 Sedimentologie, Spurenfossilien und Weichkörper-Metazoen der Dividal-Gruppe (Wendium/ Unterkambrium) im Torneträskgebiet / Nordschweden – Inaugural-Dissertation an der Philipps-Universität Marburg/Lahn: 119 S., 11 Taf., 34 Abb.
- TIEDEMANN F 1989 Beitrag zum Entstehungsproblem der „Rundkörper und Tapeten“ aus unterkambrischen Sandsteinen des „Münsterländer Kiessandzuges – *Der Geschiebesammler* **23** (1): 1-12, 6 Abb., Hamburg.
- TORELL O 1870 Petrificata Suecana Formationis Cambricae – *Acta Universitatis Lundensis. Lunds Universitets Årsskrift*, 2 Afdelningen För Matematik och Naturvetenskap **6** Pt. 2 (8): 1-14, Lund.
- TROPPEZ UM 1986 *Skolithos* - Verursacher der Röhrenbauten gefunden? – *Geschiebekunde aktuell* **2** (3): 35-37, 4 Abb., Hamburg.
- TROPPEZ UM 1989 Eine neue *Skolithos*-Art – *Geschiebekunde aktuell* **5** (1): 21-25, 3 Abb., Hamburg.
- TROPPEZ UM 2010 *Psammichnites gigas* und *Arcuatichnus wimani* im Anstehenden von Brantevik/Schonen – *Der Geschiebesammler* **43** (1): 23-27, 4 Abb., Wankendorf.
- VINN O & WILSON MA 2010 Early large borings in a hardground of Floian-Dapingin age (Early and Middle Ordovician) in north-eastern Estonia (Baltica) – *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest, Letter / Note brève* 2010/04 (**CG2010_L04**): 1-4, 3 Abb.
- WETZEL W 1970 Paläozoische Geschiebe mit Wohnbauten fossiler Tiere – *Der Geschiebesammler* **5** (1): 13-21, 6 Abb., Hamburg.
- WESTERGÅRD AH 1931 Diplocraterion, Monocraterion And Scolithus From The Lower Cambrian Of Sweden – *Sveriges Geologiska Undersökning (Ser. C)* **372**: 1-25, 10 Taf., Stockholm.
- WURM A 1912 Untersuchungen über den geologischen Bau und die Trias von Aragonien – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **63**: 38-174, Taf. 5-7, 26 Abb., Berlin.
- ZESSIN W 2009 Neue Spurenfossilien (*Bergaueria lagingi* n. ichnosp., *Cochlichnus karlae* n. ichnosp., *Dimorphichnus juchemi* und *Psammichnites pittermanni* n. ichnosp.) aus unterkambrischen Geschieben – *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Mecklenburg* **9** (1): 55-64, 34 Abb., Ludwigslust (Eigendruck der NGM).