Mitt. POLLICHIA	88	123–144	12 Abb.	1 Tab.	Bad Dürkheim 2001
					ISSN 0341-9665

Jahn J. Hornung

Thalassinoides paradoxicus (Woodward 1830), ein häufiges Spurenfossil aus dem kontinentalen Zechstein (oberes Perm) der Pfälzer Synform (SW-Deutschland)

Kurzfassung

Hornung, J.J. (2001): *Thalassinoides paradoxicus* (Woodward 1830), ein häufiges Spurenfossil aus dem kontinentalen Zechstein (oberes Perm) der Pfälzer Synform (SW-Deutschland).– Mitt. POLLICHIA, **88**: 123 – 144, 12 Abb., Bad Dürkheim

Neues und bereits beschriebenes Material des Spurenfossils *Thalassinoides paradoxicus* (Woodward 1830) aus den Rothenberg- und Annweiler-Schichten (Zechstein, Oberes Perm) des Haardtrandes werden untersucht. Neben einer genaueren Charakterisierung der Form und ihrer Ökologie werden vor allem Zusammenhänge zwischen der Verbreitung im Profil, der Lithologie und dem Erhaltungszustand an der Lokalität Wolfsberg bei Neustadt a. d. Weinstraße beleuchtet. Es zeigt sich, dass *Monocraterion spuhleri* Hornung 1999 als subjektives jüngeres Synonym von *T. paradoxicus* aufzufassen ist, die Unterschiede beider Ichnotaxa beruhen auf prädiagenetischen, taphonomischen und sedimentologischen Effekten. Eine Differenzierung einer *T. paradoxicus*- von einer „ *M. spuhleri* – Assoziation" ist von Lithologie und Ablagerungsdynamik abhängig und kann weder im ökologischen noch im stratigraphischen Sinne aufrecht erhalten werden.

Neben *T. paradoxicus* enthält die Ichnofauna am Wolfsberg noch *Arenicolites* isp., *Beaconichnus darwinum* (Gevers 1971), *Lockeia amygdaloides* (Seilacher 1953) und *Palaeophycus triadicus* (Fliché 1906). Die Erzeuger besiedelten ein lagunär-brackisches Milieu, *T. paradoxicus* kommt auch in fluviatilen Einheiten vor und zeigt damit eine hohe Milieutoleranz.

Abstract

Hornung, J.J. (2001): *Thalassinoides paradoxicus* (Woodward 1830), ein häufiges Spurenfossil aus dem kontinentalen Zechstein (oberes Perm) der Pfälzer Synform (Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland) [*Thalassinoides paradoxicus* (Woodward 1830), a common trace fossil from the continental Zechstein

(upper Permian) of the Palatinate Synform (Rhineland-Palatinate, SW-Germany)].– Mitt. POLLICHIA, **88**: 123 - 144, Bad Dürkheim

New as well as already described material of the trace fossil *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830) from the Rothenberg and Annweiler beds (Zechstein, Upper Permian) of the Haardtrand is revised. Amongst a characterization of this form and its ecology, the study is focused on the relationship between its range in profile, the lithology and the state of preservation at the Wolfsberg locality close to Neustadt an der Weinstrasse. It can be shown that *Monocraterion spuhleri* HORNUNG 1999 has to be regarded as a subjective junior synonym of *T. paradoxicus*. The differences between the traces resulted from prediagenetic, taphonomical and sedimentological effects. The distinction of a *T. paradoxicus*- from a "*M. spuhleri*-association" is due to lithology and depositional dynamics, and can not be upheld in the sense of ecology or stratigraphy. Along with *T. paradoxicus* the ichnofauna from the Wolfsberg locality contains *Arenicolites* isp., *Beaconichnus darwinum* (GEVERS 1971), *Lockeia amygdaloides* (SEILACHER 1963) and *Palaeophycus triadicus* (FLICHÉ 1906). The producers lived in a lagoonal environment, *T. paradoxicus* occurs also in fluvial units, showing a high range of ecological tolerance.

Résumé

HORNUNG, J.J. (2001): *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), ein häufiges Spurenfossil aus dem kontinentalen Zechstein (oberes Perm) der Pfälzer Synform (Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland) [*Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), un ichnofossile commun du Zechstein continental (Permien supérieur) de la Synforme Palatine (Rhénanie-Palatinat, Allemagne du Sud-ouest)].– Mitt. POLLICHIA, **88**: 123 - 144, Bad Durkheim

On a étudié de nouvelles et d'anciennes substances de l'ichnofossile *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830) des couches de Rothenberg et d'Annweiler (Zechstein, Permien supérieur) de la bordure orientale de la Haardt. A côté de la caractérisation précise de leur forme et leur écologie, sont surtout éclairés les rapports entre la répartition dans le profil, la lithologie et l'état de conservation dans la localité de Wolfsberg près de Neustadt an der Weinstrasse. Il en résulte que *Monocraterion spuhleri* HORNUNG 1999 doit être compris comme un synonyme plus récent de *T. paradoxicus*. Les différences entre ces deux ichnotaxa reposent sur des effets prédiagénetiques et taphonomo-sédimentologiques. La différenciation entre une association de *T. paradoxicus* et association de *Monocraterion spuhleri* dépend de la lithologie et la dynamique de dépots et ne peut être défendue ni dans le sens écologique ni encore dans le sens stratigraphique. L'ichnofaune du Wolfsberg compte outre *T. paradoxicus* aussi *Arenicolites* isp., *Beaconichnus darwinum* (GEVERS 1971), *Lockeia amydaloides* (SEILACHER 1953) et *Palaeophycus triadicus* (FLICHE 1906). Les géniteurs ont colonisé un milieu lagunaire. *T. paradoxicus* est cependant aussi présent dans les unités fluviales et montre une importante adaptation écologique aux milieux.

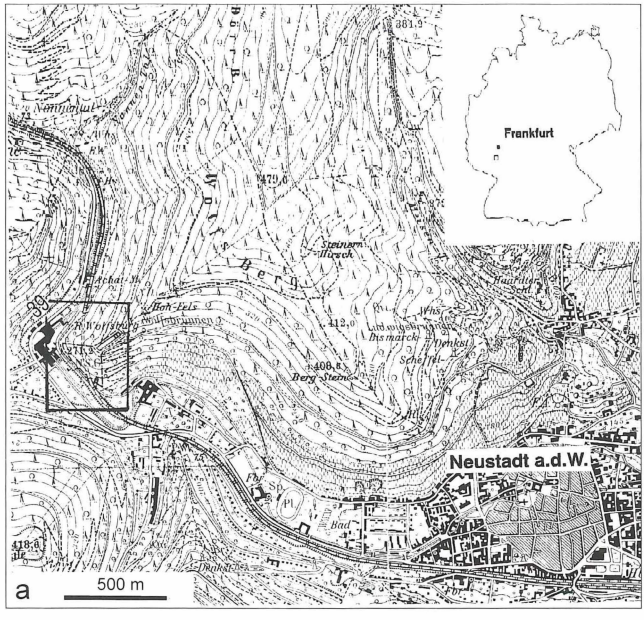
1 Einführung

Während Körperfossilien im überwiegend klastisch entwickelten Zechstein des Pfälzerwaldes lediglich im Bereich der geringmächtigen (0 - 1,5 m) karbonatisch-dolomitischen Fazies sowie in den pelitisch-psammitischen Einheiten im unmittelbaren Hangenden auftreten (GÜMBEL 1894, DITTRICH 1996), ist eine Ichnofauna in den siliziklastischen Einheiten weit verbreitet. Ichnofossilien sind neben der Pfalz (SPUHLER 1957, HORNUNG 1999) auch aus äquivalenten kontinentalen Einheiten des Elsaß (Bohrung Soultz-sous-Forêt) und Hessens (Frankenberger Bucht) bekannt (HORN et al. 1993).

Das bislang bearbeitete Pfälzer Material stammt überwiegend aus einem aufgelassenen Steinbruch am Ostportal des Wolfsburgtunnels am Wolfsberg nahe Neustadt a. d. Weinstr. (Abb. 1a). Aufgrund der in den letzten Jahren variierenden Zugänglichkeit des Aufschlusses konnten immer wieder verschiedene Abschnitte des Profils untersucht und die Kenntnis der Ichnofauna sowie der Stratigraphie vertieft werden. Dies, zusammen mit neuem, gut erhaltenen Material aus zwei Bohrungen nordwestlich von Annweiler, die ein lückenloses Profil des höheren klastischen Zechstein durchteufen, erlauben eine umfangreichere Auswertung und teilweise Neubewertung des Faunengehalts. Daher versteht sich dieser Beitrag als Nachtrag und Ergänzung zu den Ausführungen bei HORNUNG (1999).

2 Geologischer Rahmen

Für eine Gesamtübersicht der Stratigraphie des pfälzischen Zechstein s. Abb. 1b. Der Aufschluss am Wolfsburgtunnel wurde bereits im Detail beschrieben (HORNUNG 1999). Ergänzungen, die sich aus der veränderten Aufschlusssituation ergeben, sind in die Profildarstellung in Abb. 2 eingeflossen. Diese sind vor allem neuere Profilaufnahmen in der stärker verfallenen oberen Sohle des Bruchs, oberhalb des schon früher untersuchten Profils, sowie eine Präzisierung der sedimentologischen Strukturen und der Feinstratigraphie.



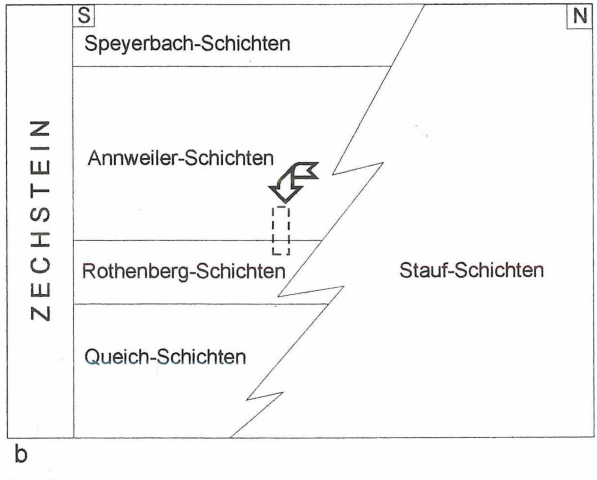


Abb. 1a: Lage des Untersuchungsgebiets (Rahmen). 1b): Stratigraphische Gliederung des Zechstein an der N-Flanke der Pfälzer Synform nach HORNUNG 1999, vereinfacht u. schematisiert. Die Markierung gibt die Position des Profils in Abb. 2 wieder.

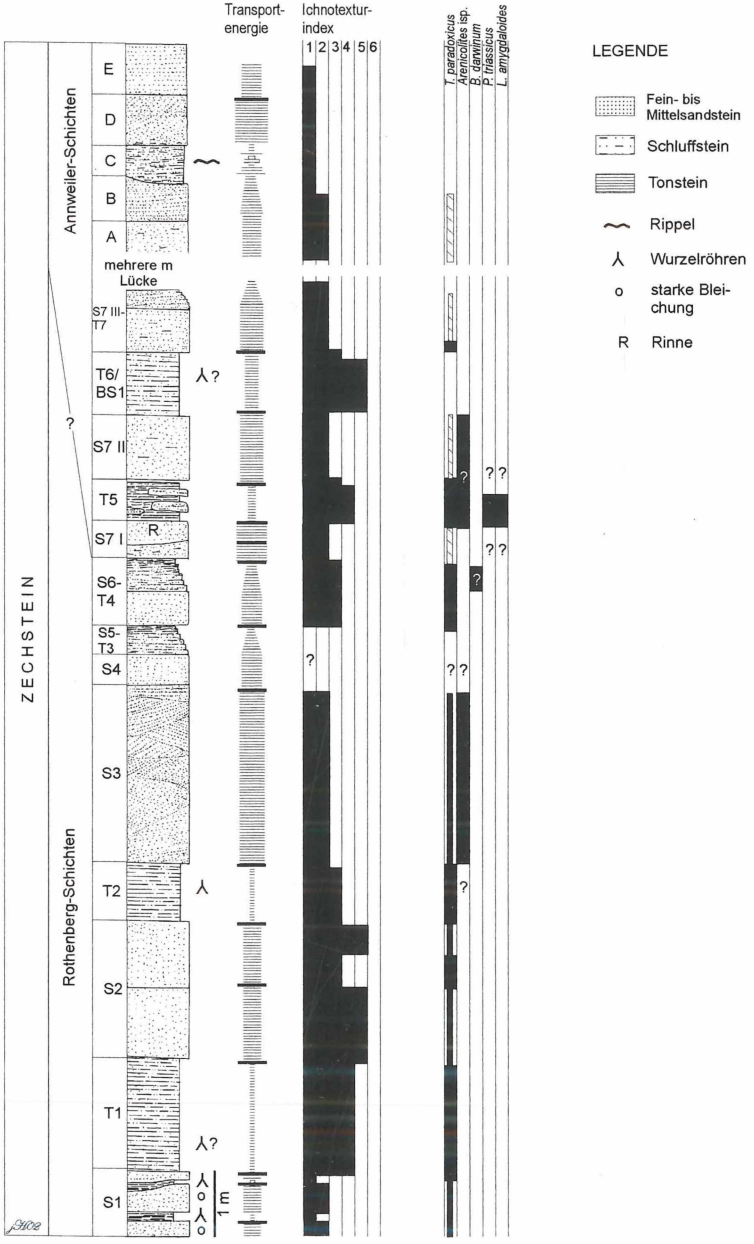


Abb. 2: Lithologisches Detailprofil des Aufschlusses am Wolfsburgtunnel (Lokalitäten A u. B bei HORNUNG 1999: S1 - S7 = Untere Sohle, A - E = Obere Sohle). Daneben (v. l. n. r.) die angenommene Entwicklung der Transportenergie (Schwarze Querlinie = Nullsedimentation oder Erosion) bei Ablagerung, die Ichnotextur-Indices (nach BOTTJER & DROSER 1991) und die Verteilung bestimmbarer Ichnotaxa.
B. = *Beaconichnus*, *L.* = *Lockeia*, *P.* = *Palaeophycus*, *T.* = *Thalassinoides*. Schraffierte Balken: nur vertikale Strukturen erhalten (*Monocraterion spuhleri*), Balkenbreite = relative Häufigkeit.

Die Grenzziehung zwischen den liegenden Rothenberg-Schichten und den hangenden Annweiler-Schichten an dieser Lokalität ist problematisch. Eine scharfe Grenze ist nicht ausgebildet (vgl. Abb. 2).

An der (heute nicht mehr erschlossenen) Basis des Profils liegt die dolomitische Bank, aus der GÜMBEL (1894) eine marine Zechsteinfauna beschrieb (BAUER 1993). Nach SCHWEISS (1984) ist sie mit der z1-Transgression zu korrelieren.

Das zugängliche Profil setzt mit tonig-schluffig dominierten Schichten ein, denen immer wieder bis >1 m mächtige, massige Bänke von Fein- bis Mittelsandstein zwischengelagert sind. Im untersten Profilabschnitt (S1, S2) enthalten sie dolomitische Zemente. Sie werden von einer ca. 2,5 m mächtigen Einheit von großräumig planar schräggeschichteten Mittelsandsteinen (S3) überlagert. Die Schrägschichtungskörper haben eine laterale Ausdehnung von bis zu mehreren m (Megarippeln); zum Top hin gehen sie in Horizontalschichtung über (S4). S3 zeigt Anzeichen intraformationeller Aufarbeitung und Umlagerung.

Darüber schließen sich zwei sich zum Top hin verfeinernde (fining-upward) Sedimentationssequenzen von jeweils ca. 1 m Mächtigkeit an (S5-T3, S6-T4), auf die, nach einer Sandsteinlage mit erosiver Basis (S7I) eine Tonsteinlage mit vereinzelten Sandlinsen folgt (T5). Darüber setzt wiederum eine Wechselfolge aus sandigen und schluffigen Einheiten ein, letztere führen aber einen erheblichen Anteil an Fein- bis Mittelsand. Ab T5 sind vermehrt Kleinrinnen ins Profil eingeschaltet.

Der obere, in Abb. 2 wiedergegebene Profilabschnitt wurde etwas nordwestlich der oberen, stark verfallenen Bruchsohle aufgenommen. Er ist durch ca. 5 - 10 m Lücke vom Top des unteren Profils getrennt. Aufgrund dieses nicht näher definierbaren Abstands wurde hier auf eine kontinuierliche Bezeichnung der Bänke verzichtet, und sie wurden lediglich vom Liegenden zum Hangenden mit Buchstaben versehen. Der ganze Profilabschnitt ist sandig dominiert, Pelite kommen nur in dünnen Häutchen in Bank C vor. Diese Bank führt auch Trockenrisse und deutliche Strömungsrippeln, die eine etwa ostwärts gerichtete Paläoströmung anzeigen. Einheit D zeigt großräumige, schwach trogförmige Schrägschichtung.

Nachdem im Liegenden des Profils eine lagunär-marine Fazies durch die Fauna eindeutig nachweisbar ist (GÜMBEL 1894), kommt es zum Hangenden hin zu immer stärkerem fluviatilem Einfluss. Dabei wechselt das energetische Milieu stark, Phasen pelitischer Stillwassersedimentation werden von Schüttungsereignissen unterbrochen, in denen die Strömung bis zur Bildung von Megarippeln führen konnte. Bemerkenswert ist die gute Sortierung des Materials: Grobsand-Komponenten sind selten, Gerölle konnten überhaupt nicht nachgewiesen werden. Die Mächtigkeit der Pelitbänke deuten das Vorhandensein niederenergetischer, sehr dauerhafter Wasserkörper an: Wenn man die diagenetische Kompaktion mit in Betracht zieht, so kamen z.T. mehrere m von Tonen und Schluffen aus der Suspension zum Absatz. In den zwischengeschalteten Sandsteinen konnten auch vereinzelt Wurzelröhren nachgewiesen werden, die eine geringe oder fehlende Wasserbedeckung anzeigen, völlige Emersion deuten vereinzelte Trockenrisse und wahrscheinlich auch das Ichnofossil *Beaconichnus darwinum* (s. 6.2) an. Für die oberen Rothenberg-Schichten kann daher ein Bildungsmilieu im Mündungsbereich eines nach E progradierenden Flusssystems angenommen werden, unter Bildung ausgedehnter brackischer Lagunen und Altarme. Fluktuationen des relativen Wasserstandes dürften sowohl von der Sedimentschüttung als auch von den Schwankungen des Meeresspiegels im östlich gelegenen Zechsteinbecken (Parasequenzen) kontrolliert worden sein.

Die Annweiler-Schichten im Hangenden sind im fluviatilen Milieu eines verflochtenen Flusssystems zur Ablagerung gekommen.

3 Ichnotaxonomie

Ichnogenus *Thalassinoides* EHRENBERG 1944
Thalassinoides paradoxicus (WOODWARD 1830)

??	1921	„Wurzelähnliche Bohr-Röhren", REIS: 64
cf.	1923	„*Spongeliomorpha*-Röhrenfüllungen", REIS: 155, T. VI, Fig. 7
??	1934	„Wurmröhrchen", VOELCKER: 101 f., Abb. 1-2
	1957	„Wohnröhren eines Borstenwurms", SPUHLER: 220, Abb. 48
	1967	*Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), KENNEDY: 142
	1973	*Spongeliomorpha paradoxica* (WOODWARD, 1830), FÜRSICH: 730, Fig. 6
	1979	*halassinoides paradoxicus* (WOODWARD, 1830), MCCARTHY: 360, Text-Fig. 3g
?	1987	„Wurmröhren", GRIESSEMER: 24
?	1988	„Wurmspuren", DACHROTH: 282
cf.	1993	„Ophiomorphenbauten": HORN et al.: 49
v.cf.	1999	*Monocraterion spuhleri* n. isp., HORNUNG: 20ff., Abb. 7-8
v.cf.	1999	*Phycodes* isp., HORNUNG: 24f., Abb. 10
v.	1999	*Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1831), HORNUNG: 26f., Abb. 9 (*partim*), 12

M a t e r i a l: siehe Appendix II, Abschnitt 7.

B e s c h r e i b u n g: Komplexes, netzartiges, horizontal angelegtes Gangsystem, das über zahlreiche vertikale Gänge mit der ehemaligen Sedimentoberfläche kommuniziert. Die Vertikalgänge (= *Monocraterion spuhleri* HORNUNG 1999) sind glattwandig, kreisrund im Querschnitt und gerade bis leicht sigmoidal gekrümmt. Sie verlaufen vertikal bis subvertikal, nur selten diagonal. Die Mündung an der ehemaligen Sedimentoberfläche ist trichterförmig. Die Basis der Vertikalgänge liegt häufig nicht an der Verzweigung zum horizontalen Gangsystem, viel mehr enden die Gänge oft in einer kugeligen oder zylindrischen Erweiterung.

Der horizontale Abschnitt des Gangsystems besteht aus einem dreidimensionalen Netzwerk von Gängen. Die proportionalen Verhältnisse sind dabei relativ konstant, entweder alle Gänge sind von ähnlichem Durchmesser (zwischen 2 - 5 (normal) und 16 (selten) mm) oder es treten zwei deutlich getrennte Größenklassen auf, wobei kleine Gänge von ca. 2-3 mm Durchmesser von größeren (ca. 5 mm Durchmesser) abzweigen (Abb. 4). Orthogonale bis suborthogonale Verzweigungen stellen den Normalfall dar, es kommen jedoch auch spitzwinkelige Y-förmige Dichotomien vor (vgl. *Phycodes* isp. bei HORNUNG 1999). Der Abstand der Verzweigungen ist sehr variabel, normalerweise liegt er bei 20 – 30 mm, es gibt jedoch auch Gangabschnitte von >50 mm Länge ohne Verzweigungen.

Der Querschnitt war ursprünglich wahrscheinlich meist kreisförmig, dies geht aus rasch verfüllten Gängen (Durchzugsverfüllung) hervor. Er ist jedoch durch Kompaktion zumeist oval oder linsenförmig verdrückt.

Die horizontalen Gangsysteme kommunizieren vertikal vermutlich überwiegend über dieselben Vertikalröhren, die bis an die ehemalige Sedimentoberfläche hinaufragen, ergänzt durch seltenere diagonal verlaufende Verbindungen. Allerdings ist dies am vorliegenden Material nur schwer im Detail untersuchbar.

Relativ häufig treten auch horizontale Blindgänge auf, die im Anschnitt Stopfgefüge aufweisen können und aktive Verfüllung anzeigen.

Sowohl Horizontal- als auch Vertikalgänge können stellenweise (v.a. in Grenzbereichen von tonig-schluffigen zu sandigen Profilabschnitten) mit unregelmäßigen, unstrukturierten Tapeten aus tonigem Material ausgekleidet sein. Diese bestehen nicht aus Pellets.

Abb. 3-7, 9

Abb. 3: *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), PMN-Zec 5, Wolfsburgtunnel, Übergangsbereich Rothenberg-/Annweiler-Schichten. Maßstab 20 mm.

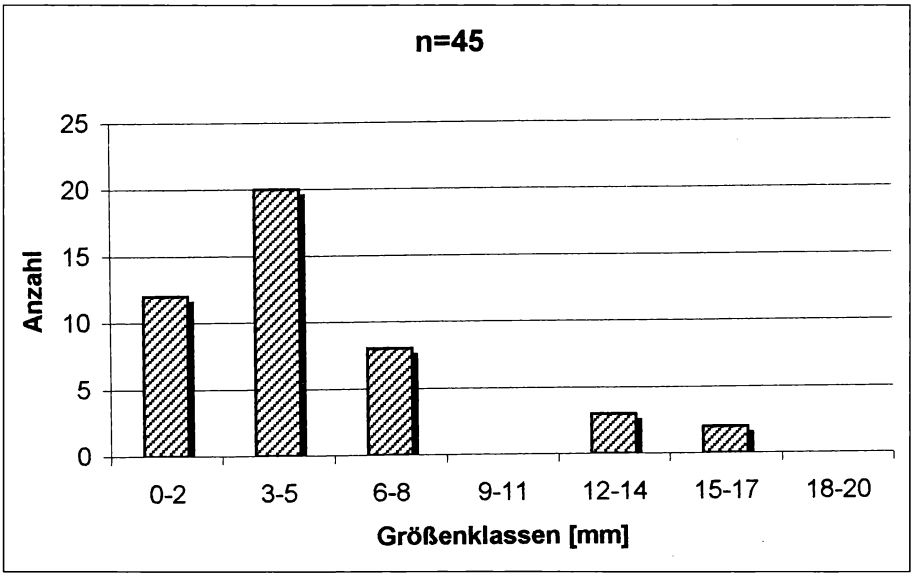


Abb. 4: Größenklassenverteilung des Durchmessers der horizontalen Gänge von *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830). Gemessen wurde der horizontale Durchmesser in mm in der Mitte zwischen zwei Verzweigungen.

A n m e r k u n g e n: Die Gesamtstruktur und Ausbildung des Gangsystems zeigt eine große konstruktive Übereinstimmung zu *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830). Dieses Ichnotaxon wurde erstmals im modernen ichnotaxonomischen Sinne von KENNEDY (1967: 142) aus dem Lower Chalk (Cenoman, Oberkreide) von S-England definiert. Dieser Autor gab folgende Diagnose: „Irregular, very extensive horizontal burrow network, occuring at several levels and connected by vertical shafts. Diameter of tunnels is highly variable, short blind tunnels very common."

FÜRSICH (1973: 730) beschrieb die Wandung als „unlined, with smooth lining or covered with scratch marks".

Kratzspuren (scratch marks) konnten bei dem Material aus der Pfalz bislang nicht sicher beobachtet werden.

MCCARTHY (1979) beschrieb das Ichnotaxon aus der unterpermischen Wasp Head-Formation und der hangenden Pebbly Beach-Formation SE-Australiens. In der Wasp Head-Formation tritt es in hoher Populationsdichte in feinen Sandsteinen (Level 4.4 bei MCCARTHY 1979: Text-Fig. 2) des lagunären „back bank"-Bereich einer Sandbarre auf. Die Gänge sind hier mit dunklem pelitischem Material verfüllt. In der Pebbly Beach-Formation kommt es in sandigen Karbonaten der intertidalen Zone vor.

Für diese Ichnospecies ist besonders die irreguläre Form mit wechselndem Gangdurchmesser und Winkel der Verzweigungen typisch. Während die anderen Ichnospecies von *Thalassinoides* durch meist spitzwinkelige Y-Verzweigungen gekennzeichnet sind, können bei *T. paradoxicus* auch 90°-Winkel und sogar 4-fach Kreuzungen beobachtet werden. Dies gilt sowohl für das pfälzische als auch das australische (MCCARTHY 1979: Text-Fig. 3g) Material.

3.1 Ichnotaxonomische Konsequenzen abiotischer Modifikationen an der primären Struktur von *T. paradoxicus*

Die in Abschnitt 5 beschriebenen, prädiagenetischen Modifikationen an den Gangsystemen, die auf sedimentologische Faktoren zurückzuführen sind, machen mitunter eine ichnotaxonomische Ansprache ambivalent. Geht man im vorliegenden Fall nur von der Morphologie der tatsächlich überlieferten Spuren aus, so kann man schließlich weitaus mehr „Ichnotaxa" unterscheiden, als ursprünglich bei der epi-/endobenthischen Besiedlung des Sediments angelegt wurden.

Nach diesem Prinzip wurde im Falle des Wolfsbergs zusätzlich zu *T. paradoxicus* noch *Monocraterion spuhleri* für vertikale Röhren mit trichterförmiger Mündung (Abb. 5) und *Phycodes* isp. für einzelne horizontale, zylindrische Gangabschnitte, z.T. mit Y-förmiger Dichotomie, ausgeschieden (HORNUNG 1999). Zumindest für die Rothenberg-Schichten zeigte sich aber, dass es sich hierbei um prädiagenetisch, z.T. synsedimentär modifizierte Reste von Gangsystemen von *T. paradoxicus* handelt. Nach Aufklärung der Modifikationsmechanismen scheint es von einem ichnotaxonomischen Standpunkt aus nun sinnvoller, Strukturen, die mit begründetem Verdacht als „Relikte" von *T. paradoxicus* angesprochen werden müssen, zumindest in offener Nomenklatur (cf. *T. paradoxicus*) mit diesem Ichnotaxon in Verbindung zu bringen. Damit wird vermieden, dass eine hohe ichnotaxonomische Diversität eine in der ursprünglichen Biocoenose nicht vorhandene taxonomische und/oder ethologische Diversität vorspiegelt.

Es muss allerdings beachtet werden, dass die Diagnostizierbarkeit der Ichnotaxa mit zunehmender sekundärer Modifikation durch die sedimentologischen Rahmenbedingungen erschwert wird. Im konkreten Beispiel bedeutet dies, dass die Rothenberg-Schichten mit ihrem kleinräumigen Lithofazies-Wechsel gute Möglichkeiten zur Ableitung der unten ausgeführten Modifikationsmodelle bieten. Problematischer in dieser Hinsicht sind die lithologisch einförmigeren Annweiler-Schichten im Hangenden: Sie erhalten aufgrund ihrer Ablagerungsdynamik nur noch stärker modifizierte Gangsysteme, deren (vermutete) ursprüngliche Beziehung zu *T. paradoxicus* vor allem aus Analogieschlüssen bei der Bewertung einzelner Elemente folgt.

Kann ein solches Modifikationsmodell nicht aufgestellt werden, so müssen die einzelnen Elemente ihren überlieferten Morphologien entsprechend ichnotaxonomisch aufgegliedert werden. Hierin zeigt sich wiederum ein Beispiel der facettenreichen Problematik der Ichnotaxonomie, die gegenüber der Orthotaxonomie mitunter weitere Spielräume verlangt, um deutlichen Nutzen aus ihr ziehen zu können (vgl. z.B. PEMBERTON & FREY 1982).

4 Autökologie des Erzeugers von *T. paradoxicus* am Wolfsberg

Als Erzeuger des Ichnogenus *Thalassinoides* EHRENBERG 1944 und der morphologisch ähnlichen Ichnogenera *Ophiomorpha* LUNDGREN 1892 und *Spongeliomorpha* DE SAPORTA 1887 werden normalerweise hochentwickelte malacostrace Crustaceen in Verbindung gebracht. Dies konnte auch durch aktuopaläontologische Studien belegt werden: So erzeugen anomure Decapoden Gangsysteme, die vollkommen der Ichnospecies *Ophiomorpha nodosa* LUNDGREN 1892 entsprechen (BROMLEY 1996). In anderen Fällen konnten fossile Exemplare der Decapoden in ihren Bauten festgestellt werden (SELLWOOD 1971). In fast jedem Fall handelt es sich bei den Bauten um Domichnia (Wohnbauten), seltener um Fodinichnia (Fressbauten) im Sinne der Klassifikation von SEILACHER (1953a) (vgl. BROMLEY 1996).

Bislang konnte der Erzeuger von *T. paradoxicus* noch nicht als Körperfossil nachgewiesen werden. Kratzspuren, wie von FÜRSICH (1973) erwähnt und die morphologische

Organisation deuten auf einen Vertreter der Articulata hin. Sollte sich herausstellen, dass *Palaeophycus triadicus* FLICHÉ 1906 (s. Appendix I, Abschnitt 6.2) vom selben Erzeuger stammt, so kann das Vorhandensein von Extremitäten auch für diesen bestätigt werden.

Abb. 5: *Thalassinoides* cf. *T. paradoxicus* (WOODWARD 1830), Aufnahme im Feld (n. gesammelt) Vertikale Komponente, Horizontalkomponente prädiagenetisch ausgelöscht (= *Monocraterion spuhleri* HORNUNG 1999). Rinne im Bereich des Übergangs Rothenberg-/Annweiler-Schichten (S7 II). Länge der Röhre ca. 35 cm.

Die aus dem sedimentologischen und taphonomischen Befund zu rekonstruierenden Lebensbedingungen deuten auf jeden Fall auf einen Biotop im Küstenbereich mit hohem ökologischen Stresspotenzial hin: Abgesehen von erhöhten Temperaturen, verringertem O_2-Angebot und stark schwankender Salinität, kam es häufig zu rapidem Sedimenteintrag. Dies zwang die Erzeuger von *T. paradoxicus* zu häufigem Neuanlegen ihrer Bauten. Dabei scheint Salinität kein limitierender Faktor gewesen zu sein, da die Form auch in der fluviatilen, zumindest euryhalinen Fazies der unteren Annweiler-Schichten auftritt. Dies überrascht, da *Thalassinoides* normalerweise als Indikator des vollmarinen Bereichs gewertet wird (*Glossifungites*-Ichnofazies: Karbonatsedimente des sublitoralen Schelfs, Fest-/ Hartgründe [PEMBERTON 1998] bis Intertidalzone [intertidal flats, z.B. ZONNEVELD et al. 2001]). Allerdings weist die kleine, irreguläre Form *T. paradoxicus* eine höhere Milieutoleranz und Stressresistenz (vgl. OZALAS et al. 1994) auf als die größeren, morphologisch enger definierbaren Ichnospecies von *Thalassinoides*, die normalerweise auf Karbonate des tieferen Schelfs beschränkt sind.

Insgesamt unterstreicht auch die Dominanz der Form in ihrem Verbreitungsgebiet die breite ökologische Toleranz. Allerdings muss auch immer die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass es sich um Vertreter verschiedener orthotaxonomischer Gruppen handelt, welche die gleichen Spuren erzeugen (BROMLEY 1996) und damit den Anschein kontinuierlicher, faziesübergreifender Besiedlung vermitteln.

5 Verbreitung und Taphonomie von *T. paradoxicus* im Profil am Wolfsberg

5.1 Überlieferungsbestimmende prädiagenetische Faktoren: Allgemeines

Die vertikale Verbreitung von *T. paradoxicus* im Profil am Wolfsberg unterliegt starken Schwankungen, wie auch Abb. 2 verdeutlicht. Dabei muss aber sorgfältig zwischen primärer Anlage der Bauten (in Abhängigkeit der Erzeuger von Milieufaktoren) und sekundären, abiotischen, prädiagenetischen, stratonomischen und sedimentologischen, modifizierenden Faktoren (Abb. 6) unterschieden werden. Letztere beeinflussen das Verbreitungsmuster und die Erscheinung des ursprünglichen Systems so stark, dass dies teilweise erhebliche Auswirkung auf die ichnotaxonomische und palökologische Bewertung haben kann.

Schließlich muss auch die Wirkung der Verwitterung als postdiagenetischer Effekt auf die exponierten Teile des Aufschlusses berücksichtigt werden.

In der Tat ist die ursprüngliche, primäre Verteilung im Profil nur sehr schwer nachzuvollziehen. Es scheint, dass die Gangsysteme im liegenden Profilbereich dichter und häufiger waren, während sie in den fluviatil beeinflussten hangenden Abschnitten seltener und vielleicht nur auf einzelne Bänke beschränkt sind. Leider bestehen am Wolfsberg in den hangenden Partien größere Datenlücken aufgrund der Aufschlussverhältnisse. Zusätzlich muss beachtet werden, dass, aus Gründen, die unten erläutert werden, die Erhaltungsbedingungen in den fluviatilen Einheiten schlechter sind und dieses Bild verzerren könnten.

Bei detaillierter Untersuchung der überlieferten Strukturen zeigt sich, dass die Erhaltung in der Gesamtbreite zwischen deutlichen Endichnia und Hypichnia sowie der teilweisen oder völligen Verwischung der Struktur alle Variationen aufweist.

Für diese Variationen ist eine breite Vielfalt von Faktoren verantwortlich, die sich in ihrem komplexen Zusammenspiel nur schwer systematisieren lassen und untereinander fast beliebig kombinierbar sind (Abb. 6). Die Kombinierbarkeit ist nur in sofern eingeschränkt als gewisse Faktoren als relativ stabil einzuschätzen sind. Geht man beispielsweise davon aus, dass die Erzeuger des hier untersuchten Spurentyps alle einer einzigen Biospezies angehören, so ist eine Invariabilität des Faktors „Abhängigkeit der Erzeuger von Umweltfaktoren" gegeben.

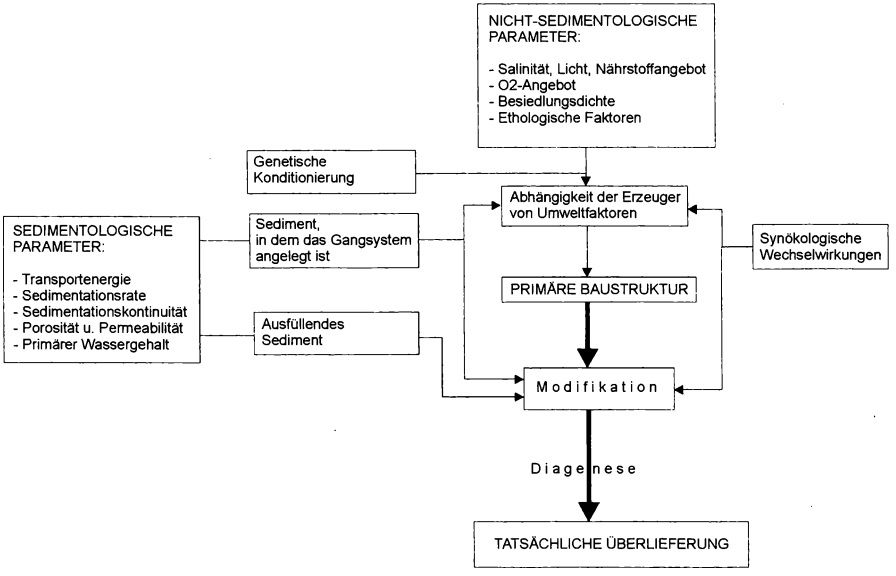


Abb. 6: Biotische und abiotische Faktoren, die Einfluss auf die Überlieferungsform der Gangsysteme von *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830) nehmen.

Wo die Gangsysteme von *T. paradoxicus* mehr oder weniger vollständig erhalten sind, d. h. vor allem in den pelitreichen liegenden Profilabschnitten (Rothenberg-Schichten) zeigen sie auffällige Muster der profilabhängigen Verbreitung, Häufigkeit und Dichte.

Hierbei zeigt sich, dass die horizontalen Komponenten des Gangsystems vor allem in tonigen und schluffigen Profilabschnitten intensiv entwickelt sind. Die Bioturbation erreicht z.T. Ichnotextur-Indices (nach BOTTJER & DROSER 1991) bis zu 5, liegen aber meist bei 3 – 4 (vgl. Abb. 2). In den sandigen Einheiten dominieren dagegen die Vertikalkomponenten, die Mündungen der Zugangsschächte liegen meist am Top einer Sandsteinbank. Die Bioturbation erreicht meist nur einen Ichnotextur-Index von 2. Die Anlage der Gangsysteme korreliert also mit den unter 2. diskutierten Sedimentationssequenzen.

Die Mündungen der Vertikalgänge, die sich meist auf den Topflächen der Sandsteinbänke befinden, repräsentieren eine Besiedlungsphase, die in den Rückgang der Transportenergie nach einem Schüttungsevent fällt. Es muss allerdings hervorgehoben werden, dass bei diesem Fazieswechsel die Umstände für die Erhaltung der Detailstrukturen am günstigsten sind. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass Gangsysteme auch zu einem früheren oder späteren Zeitpunkt angelegt wurden. Bei Anlage des Gangsystems wurde die zuletzt geschüttete Sandlage zunächst überwiegend vertikal durchdrungen und die Horizontalkomponente in der liegenden Ton-Schluffeinheit angelegt. Dabei kam es im Grenzbereich beider Einheiten zu teilweiser Durchmischung des Sediments, einerseits durch partielle Auskleidung der Gänge mit Wandungen aus tonigem Material des Liegenden und andererseits durch Verfüllung der Gänge mit gröberen Material aus dem Hangenden.

Mit zunehmender Einschüttung von sandigem Material in höheren Profilabschnitten lässt die Deutlichkeit dieser Sequenzierung allerdings nach, da Stillwasserbedingungen,

unter denen sich die Suspension absetzte, kaum noch eintraten oder deren Ablagerungen durch Erosion an der Basis neuer Schüttungsereignisse fehlen. Hier werden die Gangsysteme generell seltener, die Gänge weisen größere Abstände und mitunter größeren Durchmesser (bis >15 mm) auf.

5.2 Beeinflussung des Erhaltungszustands der Spurensysteme durch subsequente Sedimentation

Bedingt durch physikalische Eigenschaften (Schüttungsrate, primärer Wassergehalt, Kompaktierbarkeit) der Sedimente lassen sich verschiedene prädiagenetische Veränderungen an den Gangsystemen feststellen, die zum Teil an bestimmte Lithofaziesbereiche gebunden sind (vgl. auch HALLAM 1975, HOWARD 1975) (Abb. 7).

5.2.1 Unterdrückung der Horizontalkomponente

Vor allem in dickeren Psammitbänken (Mächtigkeit >40 cm) sind die vertikalen Abschnitte des Gangsystems oft scheinbar überrepräsentiert. Dies führte auch zu der irrtümlichen Zuordnung der scheinbar isolierten Vertikalkomponente des Ichnofossils zum Ichnogenus *Monocraterion* THORELL 1876.

Tatsächlich resultiert diese Erhaltungsform (1) aus der schnellen Kompaktion der Sedimentschicht durch rasche Einschüttung neuer Sedimentmassen bei (2) gleichzeitigem Kollaps der horizontalen Gänge aufgrund geringer Standfestigkeit in psammitischen Einheiten (Abb. 7/2) und (3) der Verfüllung der Vertikalgänge mit tonigem Material, das sich optisch deutlicher absetzt, bzw. auswittert und die ursprünglichen Strukturen freilegt, das jedoch vor der Kompaktion das Horizontalsystem nicht oder nicht vollständig ausfüllte (Abb. 7/5).

Die horizontalen Gangsysteme in den liegenden Peliteinheiten sind dagegen meist deutlich besser erhalten, da sie häufig durch von oben eindringendes sandiges Sediment verfüllt und stabilisiert wurden (Exichnia, Abb. 7/3).

5.2.2 Erhaltung an Lithofaziesgrenzen

Die besten Erhaltungsbedingungen bestehen an der Grenzfläche zwischen Psammiten im Hangenden und Peliten im Liegenden, wo die sandige Decke der Gänge durch den Setzungsdruck dem Boden aufgeprägt wurde und der Gang als Hyporelief erhalten blieb (Abb. 7/4.). Im hangenden Sandstein sind die Gänge dagegen nur noch durch abweichende Gangfüllungen (selten), sekundäre Verfärbung/Bleichung (gelegentlich) oder im Extremfall gar nicht mehr (häufig) erkennbar.

5.2.3 Auslöschung primärer Strukturen

Der Feldbefund zeigt auch, dass die Erhaltung und Identifizierbarkeit primärer Gangstrukturen stark abhängig ist vom Bioturbationsindex und mithin letztendlich von der Gangdichte. Überschreitet diese ein kritisches Maß, so erreicht das Sediment rasch so hohe Porosität bzw. Wassergehalt, dass bei steigender Auflast mehr oder weniger das gesamte Spurensystem völlig kollabiert. Es entstehen wellige, nodulare Psammiteinheiten, welche die ursprünglichen Gangstrukturen kaum mehr erkennen lassen.

Im Extremfall werden die ursprünglichen Ichnotexturen völlig ausgelöscht.

Eine zweite Möglichkeit für die völlige Verwischung der ursprünglichen Strukturen liegt in der Durchzugsverfüllung der Gangsysteme mit lithologisch zu dem umgebenden

Sediment identischen Material (Abb. 7/1). Im vorliegenden Fall ist diese Situation in Bank S3 gegeben. Die Bioturbation ist im frischen Handstück praktisch nicht erkennbar, erst an angewitterten Oberflächen heben sich die Gänge durch ihre interne Strukturlosigkeit gegenüber den feinen Schrägschichtungsblättern ab (Abb. 8).

Daneben tritt natürlich auch aktive Verfüllung durch die Erzeuger auf.

Alle genannten Modifikationen sind am Wolfsberg beobachtbar.

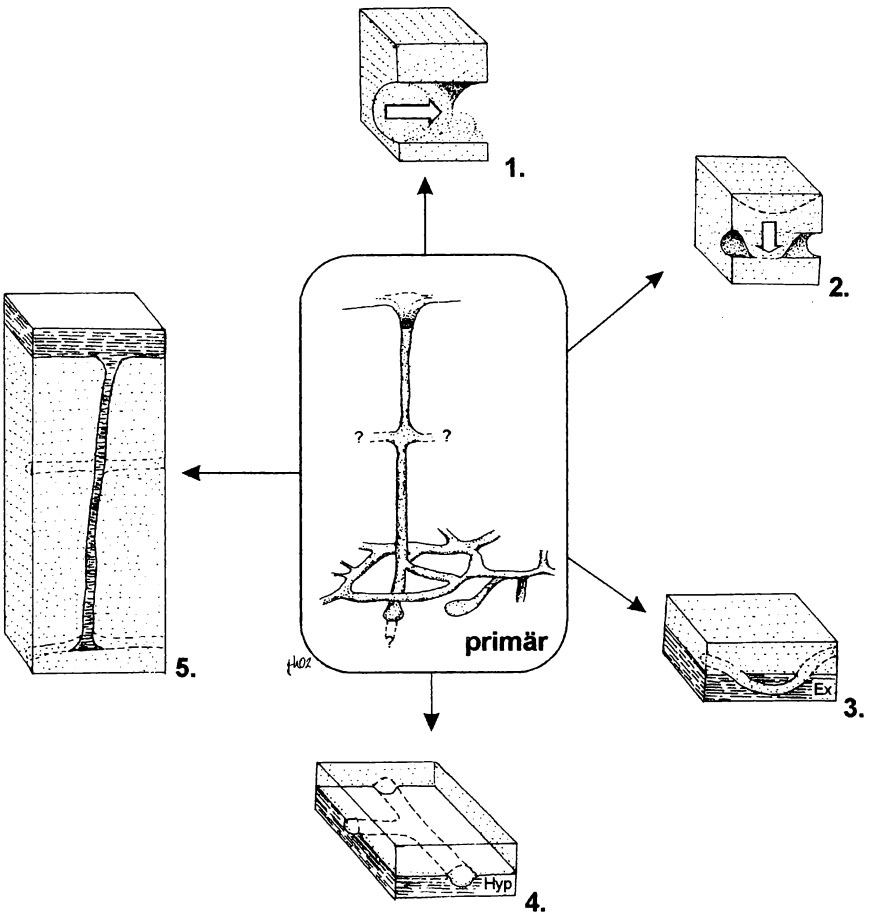


Abb. 7: Beispiele für ablagerungsdynamisch beeinflusste Modifikationen der primären Baustruktur bei *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830). Mitte: Rekonstruktion des primären Gangssystems (Ausschnitt). 1.: Durchzugsverfüllung von Gängen in hochenergetischem Ablagerungsmileu. 2.: Kollaps von Gängen durch Instabilität und/oder zu große Siedlungsdichte. 3.: Entstehung von Exichnia (Ex) durch Verfüllung von Gängen mit einem von dem einbettenden Sediment abweichenden Lithotyp. 4.: Entstehung von Hypichnia (Hyp) durch vertikalen Kollaps von Gängen an Lithofaziesgrenzen und Einprägung der hangenden Psammite in die liegenden Pelite. 5.: Selektive Erhaltung der Vertikalkomponente durch Kollaps der Horizontalgänge durch Sedimentauflast bei gleichzeitiger Verfüllung der Vertikalgänge mit Peliten. Weitere Erläuterungen s. Text. Nicht maßstäblich.

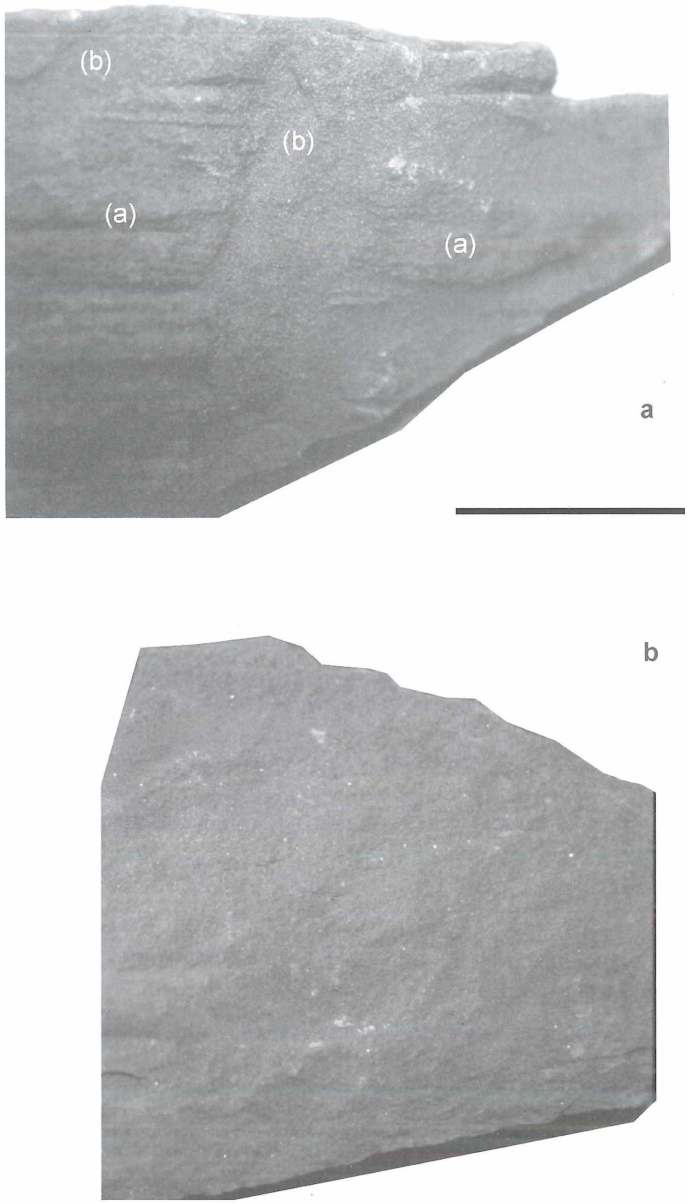


Abb. 8a: Verwitterte Oberfläche eines Handstücks mit großen Gängen von *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), die sich mit ihrer unstrukturierten Durchzugsverfüllung (b) deutlich von dem feingeschichteten Sediment (a) absetzen. 8b): Dasselbe Handstück mit einer frischen Bruchfläche: Da die Schrägschichtungslaminae hier nicht erosiv herauspräpariert wurden, sind die Gangfüllungen nicht oder kaum erkennbar. PMN-Zec 8, Rothenberg-Schichten, S3. Maßstab 20 mm.

5.3 Schlussfolgerungen

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass bei der Bewertung ursprünglicher Verbreitungsmuster und Morphologien bei Endichnia unter den hier gegebenen Sedimentationsbedingungen, die sich durch eine Zyklizität der Sedimentation mit Phasen erhöhter Transportenergie und relativ starker Sedimentation auszeichnen, mit erheblichen Modifikationen des primären Zustands der Bauten gerechnet werden muss. Im einzelnen bedeutet dies:

Starke sekundäre Unterrepräsentierung von Ichnofossilien oder deren Teilen (im hier besprochenen Fall die Horizontalkomponente bei *T. paradoxicus*) in bestimmten Einheiten, in denen sie ursprünglich vorhanden waren. Daraus kann eine falsche ichnotaxonomische und palökologische Bewertung resultieren. So folgt für die Annweiler-Schichten, dass die meisten wenn nicht alle vertikalen Spuren, die ursprünglich als *Monocraterion spuhleri* HORNUNG (1999) beschrieben wurden, vermutlich die Vertikalkomponente von *Thalassinoides paradoxicus* darstellen. Ihre Zunahme zum Hangenden des Profils ist durch die veränderten Sedimentationsbedingungen (Zunahme hochenergetischer, massereicher fluviatiler Schüttungen) zu erklären. Somit kann eine Untergliederung in eine „*T.-paradoxicus*-" und eine „*M.-spuhleri*-Assoziation" (HORNUNG 1999) nicht aufrecht erhalten werden.

Die sekundäre, teilweise oder vollständige Auslöschung der Endichnia kann die palökologische Aussage verzerren. Sie kann eine phasenweise Besiedlung oder eine zu hohe taxonomische und/oder ethologische Diversität vorspiegeln.

Im Gegenschluss können die erwähnten Modifikationen auch zu einer Unterstützung bei der Rekonstruktion von Ablagerungsmodellen herangezogen werden (RHOADS 1975). Dazu ist allerdings die genaue Kenntnis der modifizierenden ökologischen und geologischen Faktoren im Einzelnen erforderlich.

Im speziellen Fall der Rothenberg-Schichten am Wolfsberg kann festgehalten werden, dass die oben postulierten Ablagerungsverhältnisse sich auch in der Ichnocoenose widerspiegeln: Die stark zyklisch geprägte Sedimentation führte zu einer teilweisen Modifikation der Endichnia (*Thalassinoides paradoxicus*, die Rolle von *Arenicolites* isp. muss vorerst offen bleiben, vgl. Appendix I: 6.1) und zum Erhalt von Epichnia (vgl. Appendix I: 6.2) in Phasen von Nullsedimentation oder Ablagerung im niedrigenergetischen Milieu. Mit zunehmender Strömungsenergie zum Hangenden hin (Annweiler-Schichten), treten immer deutlicher stark sekundär modifizierte Endichnia („*Monocraterion spuhleri*") in den Vordergrund.

6 Appendix I: Weitere am Wolfsberg nachweisbare Ichnotaxa

Im Zuge der Neuuntersuchung aufgrund der verbesserten Aufschlussverhältnisse konnten in Ergänzung zu HORNUNG (1999) weitere Daten zur Ichnofauna zusätzlich zu *T. paradoxicus* gewonnen werden.

6.1 Endichnia

Ichnogenus *Arenicolites* SALTER 1857

Arenicolites isp.

Neues Material zu dieser Form konnte bislang nicht aufgefunden werden (vgl. HORNUNG 1999: 19 f., Abb. 6).

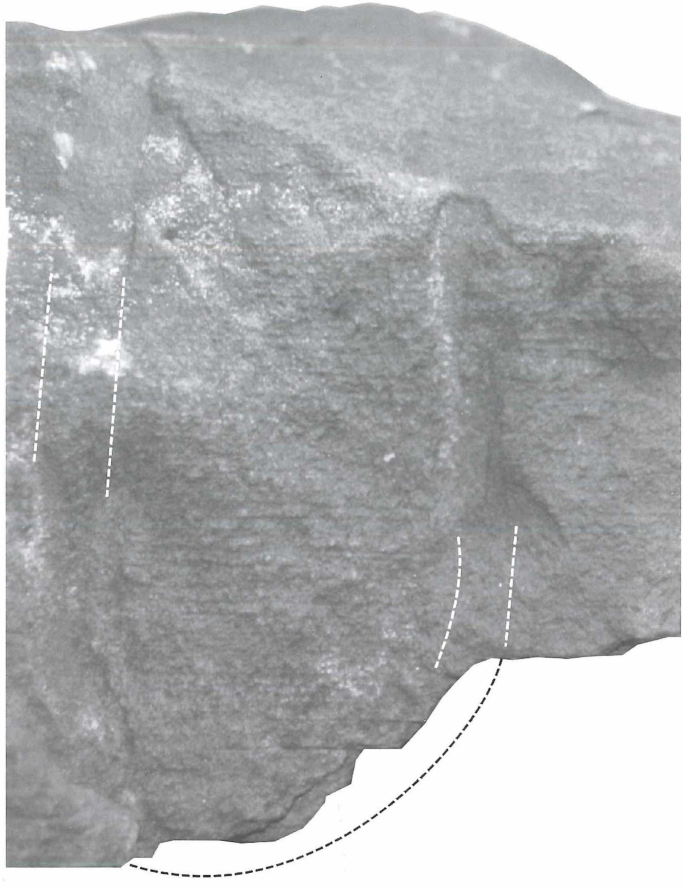


Abb. 9: *Arenicolites* isp., PMN-Zec 1, Wolfsburgtunnel, Rothenberg-Schichten, S3. Maßstab 20 mm.

Ichnogenus *Lockeia* JAMES 1879
Lockeia amygdaloides (SEILACHER 1953)

Eine Nachpräparation zeigte, dass die ursprünglich als „Fährtenfolge I" zu *Palaeophycus triadicus* gezählten Spuren (HORNUNG 1999: Abb. 9, Tab. 2) morphologisch neu zu bewerten sind. Es handelt sich um zwei deutliche und zwei weniger deutlich erhaltene Endichnia. Die deutlicher erhaltenen Spuren zeigen, dass es sich um ellipsenförmige, ca. 13 mm lange Vertiefungen in der liegenden Pelitlage handelt, die von dem hangenden Feinpsammit ausgefüllt wurden. Die Längsachse der Ellipsoide weist schräg ins Sediment hinein. Eine Spur zeigt zusätzlich noch einen abgeschrägten Grat am substratwärtigen Ende (Fußeindruck?). Die Spuren sind nicht in zusammenhängenden Fährten angeordnet, wie vor der Nachpräparation angenommen.

Diese Spuren weisen hervorragende Übereinstimmung mit *Lockeia amygdaloides* (SEILACHER 1953) auf. Dieses Ichnotaxon wird als Ruhespur (Cubichnium) flachgrabender Bivalven gedeutet (SEILACHER 1953b). Es ist der einzige Nachweis dieser Gruppe am Wolfsberg, wohingegen Körperfossilien von Bivalven wiederholt aus den Rothenberg-Schichten anderer Fundorte in der Pfalz bekannt wurden (z.B. SPUHLER 1957, SCHWEISS 1984, MUNK in DITTRICH 1996).

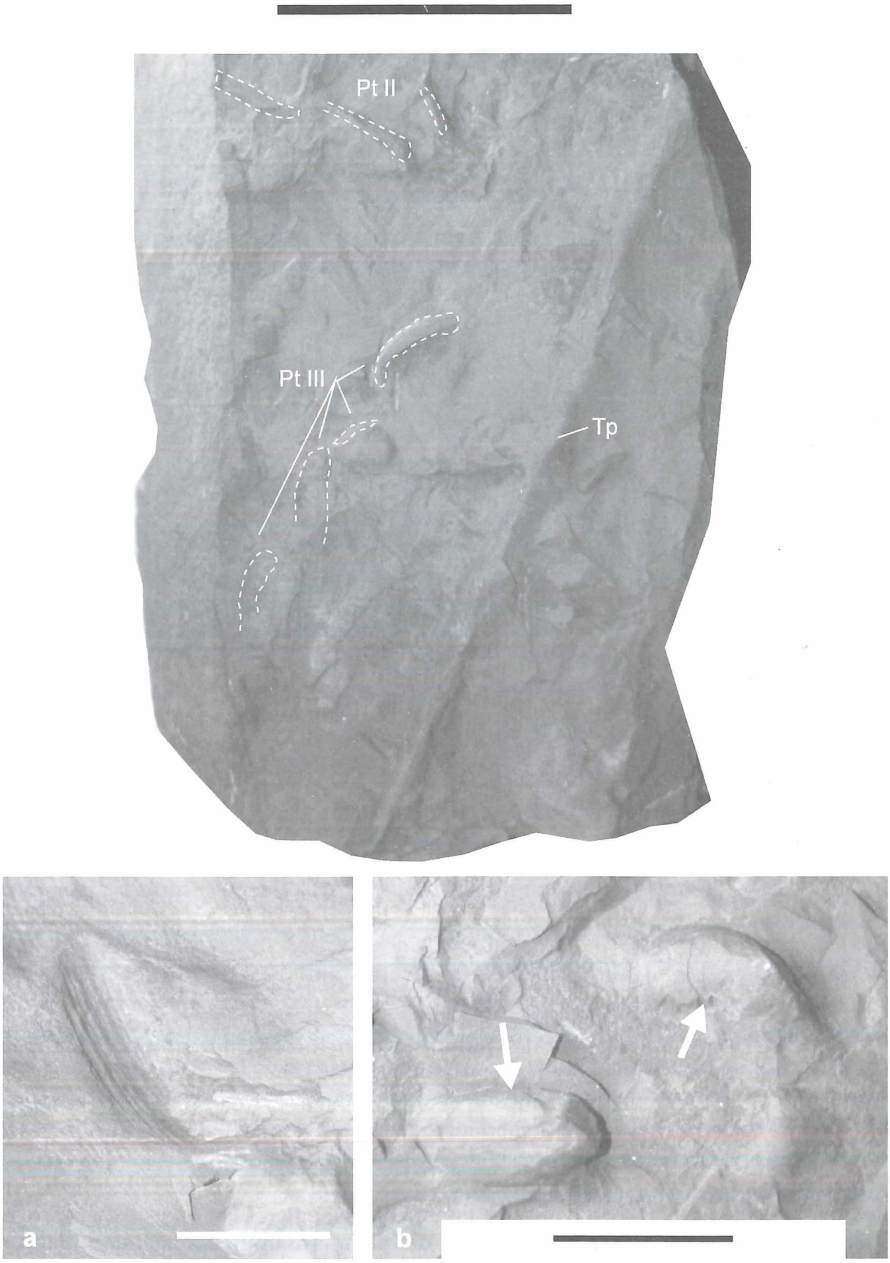


Abb. 10: Ausschnitt eines Handstücks mit *Palaeophycus triadicus* (FLICHÉ 1906) (Pt II, Pt III) und *Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830), PMN-Zec 2, Wolfsburgtunnel, Übergangsbereich Rothenberg-/Annweiler-Schichten, T5. Maßstab 50 mm.

Abb. 11a: *Palaeophycus triadicus* (FLICHÉ 1906), Einzelspur aus Spurenfolge Pt III in Abb. 10. Man beachte die deutliche subparallele Striation. b) *Lockeia amygdaloides* (SEILACHER 1953). Beide Abbildungen: PMN-Zec 2, Wolfsburgtunnel, Übergangsbereich Rothenberg-/Annweiler-Schichten, T5. Maßstab 20 mm.

6.2 Epichnia

Ichnogenus *Beaconichnus* GEVERS 1973
Beaconichnus darwinum (GEVERS 1971) in GEVERS et al. (1971)

Diese Form wurde ursprünglich (HORNUNG 1999: 25, Abb. 11) als „Repichnium 1" bezeichnet. Zu dem an dieser Stelle beschriebenen Exemplar ist noch ein weiteres, ebenfalls aus den Rothenberg-Schichten hinzugekommen. Es ist ähnlich, aber etwas größer und die mediane Vertiefung fehlt.

Morphologisch ist eine gute Übereinstimmung mit *Beaconichnus darwinum* (GEVERS 1971), ursprünglich aus dem Devon der Antarktis beschrieben (GEVERS et al. 1971), gegeben. Allerdings fehlen die teilweise bei dem antarktischen Material beschriebenen Öffnungen vertikaler Wohngänge am Ende der Spur. GEVERS et al. (1971) deuteten *Beaconichnus* als Kriechspur (Repichnium) eines Arthropoden.

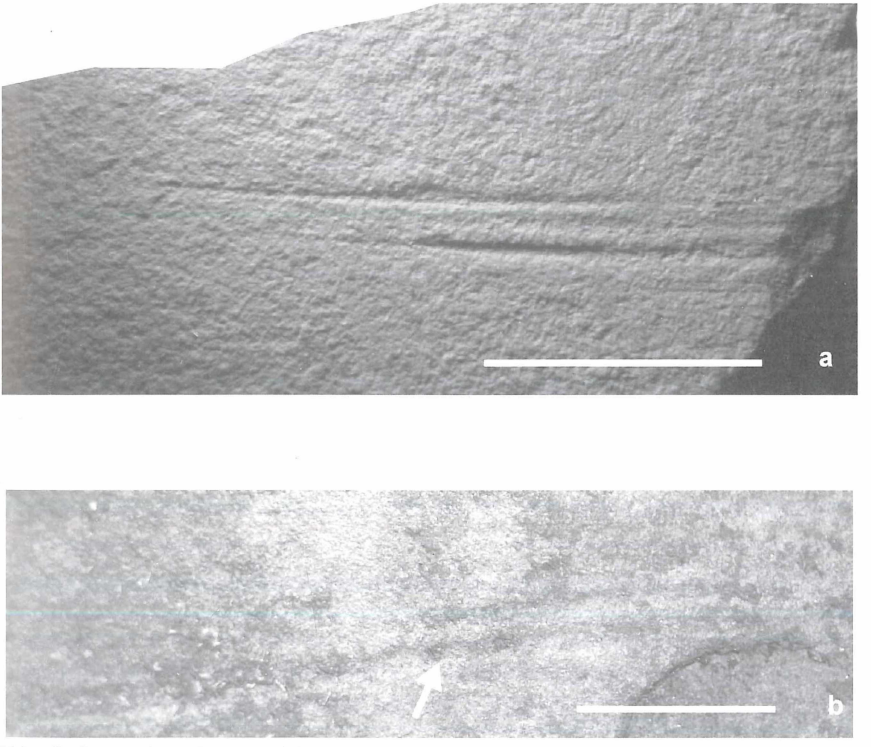


Abb. 12: *Beaconichnus darwinum* (GEVERS 1971). a) PMN-Zec, b) PMN-Zec 7, Ubergangsbereich Rothenberg-/Annweiler-Schichten. Maßstab 20 mm.

Ichnogenus *Palaeophycus* HALL 1847
Palaeophycus triadicus (FLICHÉ 1906)

Es konnte bislang kein weiteres Material dieses Ichnotaxons aufgefunden werden. „*P. triadicus*, Fährtenfolge I" bei HORNUNG (1999) wurde neu als *Lockeia amygdaloides* bestimmt (vgl. 6.1).

Möglicherweise handelt es sich bei dem Erzeuger von *P. triadicus* um dieselbe Biospecies wie bei *Thalassinoides paradoxicus* und die zu beobachtenden Unterschiede sind taphonomisch und/oder diagenetisch bedingt. Da dies aber anhand des vorliegenden Materials nicht sicher belegt werden kann, scheint es sinnvoll, die beiden Formen ichnotaxonomisch getrennt zu halten.

7 Appendix II: Materialverzeichnis

Tab. 1: Dieser Arbeit zugrunde liegendes Material (Aufbewahrt im Pfalzmuseum für Naturkunde (POLLICHIA-Museum), Bad Dürkheim, PMN).

Nr. PMN-	Nur bei HORNUNG 1999	Bestimmung	Abb. in dieser Arbeit
Zec 1	WBT-7105	*Arenicolites* isp.	Abb. 9
Zec 2	WBT-7102	*Thalassinoides paradoxicus, Palaeophycus triadicus, Lockeia amygdaloides*	Abb. 10, 11
Zec 3	WBT-7103	*T. paradoxicus*	-
Zec 4	WBT-7101	*Beaconichnus darwinum*	Abb. 12a
Zec 5	WBT-7106	*T. paradoxicus*	Abb. 3
Zec 6	-	*T. paradoxicus*	-
Zec 7	-	*B. darwinum*	Abb. 12b
Zec 8	-	*T. paradoxicus*	Abb. 8
Zec 9	-	*T. paradoxicus*	-
Zec 10	-	*T. paradoxicus*	-
Zec 11	-	*T. paradoxicus*	-
Zec 12	-	Wurzelröhre	-

8 Dank

Der Verfasser bedankt sich herzlich bei Frau Dr. Doris Dittrich, Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz, Mainz für die kritische Durchsicht des Manuskripts und zahlreiche wertvolle Anmerkungen und Diskussionen, sowie Herrn Dr. habil K. Stapf, Institut f. Geowissenschaften, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, für seine stets hilfsbereite und entgegenkommende fachliche und redaktionelle Unterstützung und Beratung.

9 Literaturverzeichnis

BAUER, A. (1993): Zur Geologie des Raumes um Neustadt an der Weinstraße.– Diplom-Kartierung, Inst. f. Geowissenschaften, Johannes Gutenberg-Univ. Mainz, 50 S. [unveröff.]

BOTTJER D.J. & DROSER, Mary L. (1991): Ichnofabric and basin analysis.– PALAIOS, **6**: 199 - 205, Tulsa/Okla.

BROMLEY, R.G. (1996): Trace Fossils. Biology, Taphonomy and Applications.– 2. Aufl., 361 S., London

DITTRICH, Doris (1996): Unterer Buntsandstein und die Randfazies des Zechsteins in der nördlichen Pfälzer Mulde (Exkursionen C1 am 12. und C2 am 13. April 1996).– Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **78**: 71 - 94, Stuttgart

FÜRSICH, F.T. (1973): A revision of the trace fossils *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*.– N. Jb. Geol. Paläont., Mh., Jg. 1973 (12): 719 - 735, Stuttgart

GEVERS, T.W., FRAKES, L.A., EDWARDS, L.N. & MARZOLF, J.E. (1971): Trace fossils in the Lower Beacon Sediments (Devonian), Darwin Mountains, South Victoria Land, Antarctica.– J. Paleont., **45**: 81 - 94, Tulsa/Okla.

GRIESSEMER, T.W. (1987): Geologische Kartierung des westlichen Rheingrabenrandes zwischen Bad Bergzabern und Klingenmünster.– Mitt. POLLICHIA, **74**: 17 - 49, Bad Dürkheim

GÜMBEL, C.W. VON (1894): Geologie von Bayern, Bd. II.– 1184 S., Kassel

HALLAM, A. (1975): Preservation of trace fossils.– In FREY, R.W. (Ed.): The Study of Trace Fossils: 55 - 64, Heidelberg

HORN, M., KULICK, J. & TIETZE, K.-W. (1993): Kontinentale klastische Sedimente aus Oberperm und Untertrias am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges.– In: AMLER, M.R. & TIETZE, K.-W. (Eds.): 8. Sedimentologentreffen, 3.-5. Juni 1993, Marburg/Lahn, Exkursionsführer: 43 - 68, Marburg

HORNUNG, J.J. (1999): Eine Ichnofauna aus dem klastischen Zechstein (oberes Perm) vom Wolfsberg bei Neustadt a. d. Weinstraße und Anmerkungen zur Paläogeographie/Paläoökologie des kontinentalen Zechstein in der Pfälzer Synform (Pfalz).– Mitt. POLLICHIA, **86**: 7 - 33, Bad Dürkheim

HOWARD, J.D. (1975): The sedimentological significance of trace fossils.– In: FREY, R.W. (Ed.): The Study of Trace Fossils: 131 - 146, Heidelberg

KENNEDY, W.J. (1967): Burrows and surface traces from the Lower Chalk of Southern England.– Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geology, **15**: 125 - 167, London

MCCARTHY, B. (1979): Trace fossils from a Permian shore-face - foreshore environment, eastern Australia– J. Paleont., **53**: 345 - 366, Tulsa/Okla.

OZALAS, Kate, SAVRDA, C.E. & FULLERTON, R.R. (1994): Bioturbated oxygenation-event beds in siliceous facies: Monterey Formation (Miocene), California.– Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **112**: 63 - 83, Amsterdam

PEMBERTON, S.G. (1998): Stratigraphic applications of the *Glossifungites* ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record.– Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull., **82** (11): 2155, Tulsa/Okla.

PEMBERTON, S.G. & FREY, R.W. (1982): Trace fossil nomenclature and the *Planolites* - *Palaeophycus* dilemma.– J. Paleont., **56**: 843 - 881, Tulsa/Okla.

REIS, O.M. (1921): Erläuterungen zu dem Blatte Donnersberg (Nr. XXI) der Geognostischen Karte von Bayern (1 : 100 000).– 320 S., München

REIS, O.M. (1923): Über Böden, Gesteine, Schichtenfolge und Gebirgsbau der östlichen Hälfte des Blattes Speyer 1:100 000.– Geognost. Jh., **36**: 131 - 168, München

RHOADS, D.C. (1975): The paleoecological and environmental significance of trace fossils.– In: FREY, R.W. (Ed.): The Study of Trace Fossils: 147 - 160, Heidelberg

SELLWOOD, B.W. (1971): A *Thalassinoides* burrow containing the crustacean *Glyphaea udressieri* (MEYER) from the Bathonian of Oxfordshire.– Palaeontology, **14** (4): 589 - 591, London

SCHWEISS, D. (1984): Sedimentpetrographische Untersuchungen an Rotsedimenten des Grenzbereichs Perm/Trias am südwestdeutschen Beckenrand.– Geol. Jb. Hessen, **112**: 83 - 126, Wiesbaden

SEILACHER, A. (1953a): Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie.– N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **96**: 421 - 452, Stuttgart

SEILACHER, A. (1953b): Studien zur Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia).– N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **98**: 87 - 124, Stuttgart

SPUHLER, L. (1957): Einführung in die Geologie der Pfalz.– Veröff. pfälz. Ges. Förd. Wiss., **34**, 432 S., Speyer

ZONNEVELD, J.P., GINGRAS, M.K. & PEMBERTON, S.G. (2001): Trace fossil assemblages in a Middle Triassic mixed siliciclastic-carbonate marginal marine depositional system, British Columbia.– Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol., **166** (3-4): 349 - 376, Amsterdam

Anschrift des Autors:
Jahn Hornung
Kasteler Str. 5
65203 Wiesbaden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der POLLICHIA

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Hornung Jahn Jochen

Artikel/Article: Thalassinoides paradoxicus (Woodward 1830), ein häufiges Spurenfossil aus dem kontinentalen Zechstein (oberes Perm) der Pfälzer Synform (SW-Deutschland) 123-144