

## Revision des Ichnotaxon *Tomaculum* GROOM, 1902

### Revision of the ichnotaxon *Tomaculum* GROOM, 1902

Klaus-H. Eiserhardt, Hamburg, Lutz Koch, Ennepetal, und  
Wolf L. Eiserhardt, Hamburg

Mit 8 Abbildungen, 2 Diagrammen und 1 Tabelle

---

EISERHARDT, K.-H., KOCH, L. & EISERHARDT, W. L. (2001): Revision des Ichnotaxon *Tomaculum* GROOM, 1902. [Revision of the ichnotaxon *Tomaculum* GROOM, 1902]. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **221**: 325–358; Stuttgart.

**Abstract:** *Tomaculum* was not only designated to typify single fecal pellets of cylindrical outline. An essential part of the protologue is the special mode of accumulation, which has taken place on the sediment surface, in characteristic patches, strings and/or bands. Thus, *Tomaculum* is a senior synonym of *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER, 1939a. The authors noticed this synonymy immediately (1939b). “*Coprulus* n. g.” had been established by RICHTER & RICHTER (1939a; nomen nudum) as informal name only, for single coprogenic pellets of cylindrical shape. This is the reason why *Coprulus* should not be considered as junior synonym of *Tomaculum*. In contrast to the current use *Tomaculum* should not serve for “composite trace fossils” with cylindrical or granular *Coprulus*-like constituents, e. g. pellet-filled burrows similar to *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, 1856. Burrows of the *Alcyonidiopsis* type have been originated infaunally whereas *Tomaculum* pellets and strings are the excrementa of an epibenthic animal comparable to the excremental behaviour of gastropods.

Only in this restricted sense *Tomaculum* is indicative for the Ordovician. *Tomaculum* can serve as a case study for a critical discussion on the justification of the composite and compound concept in ichnology. The composite/compound concept is an inconsistent amalgamation of an IRZN-nomenclatorial approach combined with elements of an informal-descriptive terminology which is not useful for clarifying the *Tomaculum* problem.

**Zusammenfassung:** Das Ichnogenus *Tomaculum* GROOM, 1902 bezeichnet nicht nur bestimmte fossile Einzel-Kotpillen. Integraler Bestandteil des Protologes ist auch deren besondere kumulative Ablage auf der Sedimentoberfläche, d.h. die Anordnung in charakteristischen Paketen, Schnüren und Bändern. Damit ist *Tomaculum* das ältere Synonym von *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER, 1939a. Diese Synonymie wurde bereits von RICHTER & RICHTER (1939b) zutreffend festgestellt. „*Coprulus* n.g.“ ist von RICHTER & RICHTER (1939a; nomen nudum) als informelle Bezeichnung für Einzelpellets eingeführt worden und damit kein jüngeres Synonym von *Tomaculum*. Entgegen der gängigen Klassifikationspraxis sollte *Tomaculum* daher nicht als „*composite trace fossil*“ auf formähnliche granulare Füllkörper anderer Ichnotaxa (z.B. Wurmbauten) angewendet werden. *Tomaculum* paßt allein schon der epibenthischen Lebensweise seines Erzeugers wegen nicht als kompositer Bestandteil infaunaler Spurentaxa wie *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, 1856.

Nur das restringierte Ichnogenus *Tomaculum* hat eine stratigraphische Bedeutung für das Ordovizium. Die *Tomaculum*-Schnüre lassen auf ein epibenthisches Kotablageverhalten schließen, welches an Gastropoden erinnert. Berechtigung und Zweckmäßigkeit des aktuellen *compound-composite* - Konzeptes für die Systematik von Spurenfossilien wird am *Tomaculum*-Beispiel kritisch diskutiert. Es handelt sich um eine inkonsistente Vermengung einer IRZN-nomenklatorischen Klassifikation mit Elementen einer pragmatisch-informellen Bezeichnungsweise, die im vorliegenden Fall nicht hilfreich ist und hier nicht unterstützt wird.

## Inhalt

Einleitung und Problem .....	326
Erforschungsgeschichte .....	327
Systematik .....	331
<i>Tomaculum</i> GROOM, 1902 .....	331
<i>Tomaculum problematicum</i> GROOM, 1902 .....	336
Überlegungen zur Entstehung von <i>Tomaculum</i> – Spuren .....	346
Composite und compound Ichnotaxa .....	351
Dank .....	353
Literatur .....	353

## Einleitung und Problem

Auf Schichtflächen ordovizischer Tonschiefer und Siltsteine finden sich kleine zylindrische Ameisenpuppen-ähnliche Kotpillen, die von ihrem epifaunalen Erzeuger im typischen Fall als schnurförmige Aggregate auf der

Sedimentoberfläche abgelegt wurden. Sie sind von BARRANDE (1872) als „Oeufs d'origine indéterminée“ aus dem zentralböhmischen Ordovizium, von GROOM (1902) als *Tomaculum problematicum* aus dem Tremadoc Englands und von RICHTER & RICHTER (1939a) als *Syncoprulus pharmaceus* aus dem Llanvirn des Herscheider Raumes im Rechtsrheinischen Schiefergebirge beschrieben worden. Vom Anordnungsbild abgesehen finden sich z. T. ununterscheidbar ähnliche Pellets auch als Füllkörper von Wurmbauten, die u. a. als *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, *Planolites* NICHOLSON und *Quebecichnus* HOFMANN bekannt sind.

Im Rahmen der aktuellen Klassifikationspraxis wird das Ichnogenus *Tomaculum* GROOM nur noch auf die Einzelpille bezogen und als Bestandteil sogenannter „kompositer“ Ichnotaxa („composite trace fossils“ sensu PICKERILL 1994) vorgenannter Spurenfossilien verwendet. Nach dieser Vorstellung soll *Tomaculum* seinen Status als Ichnogenus zwar beibehalten, aber lediglich Bestandteils-Genus in unterschiedlichen komplexeren Spurengenera sein. Aufgrund dieser Umdeutung degenerierte das ursprünglich konsistente *Tomaculum*-Konzept mit seiner biologischen und biostratigraphischen Aussagekraft zu einer unbiologischen und stratigraphisch irrelevanten, weil Erzeuger-unabhängigen Bezeichnung für eine Pellet-Form.

Durch eine konsequent auf das protologische Originalmaterial bezogene Revision des Ichnogenus *Tomaculum* GROOM läßt sich das leistungsfähige ursprüngliche Konzept aber zurückgewinnen und ein Beispiel dafür geben, daß auch in der Parataxonomie der Ichnofossilien eine pragmatische Systematik ihre Grenzen dort finden sollte, wo Prinzipien einer typusorientierten und biologisch ausgerichteten Klassifikation verlassen werden.

## Erforschungsgeschichte

Erste Abbildungen von kleinen zylindrischen pillenförmigen Körpern, die in charakteristischer paket- und bandförmiger Anhäufung auf Schichtoberflächen abgelegt wurden, gibt BARRANDE (1872: Taf. 18, Fig. 30-33) als „Oeufs d'origine indéterminée“ im Ergänzungsband zu seinem ‚Système Silurien du Centre de la Bohême‘ von 1852. Das Material entstammt den von ihm als d1 und d5 bezeichneten Niveaus des tiefen und höheren Ordovizium Böhmens. BARRANDE unterscheidet diese Objekte von kleinen kugelförmigen, flächenhaft angeordneten Körpern, die er aus dem jüngeren Paläozoikum Böhmens bereits 1852 (Pl. 27, Fig. 1-3) als „Oeufs de Trilobites“ beschrieben und abgebildet hatte und die unter dieser Bezeichnung in die Lehrbücher eingingen. Weitere pillen- aber auch kugelförmige Körper in unterschiedlicher Organisation subsumiert BARRANDE (1872) unter der Gruppenbezeichnung „Groupes d'oeufs d'origine incertaine“, von denen

hier allenfalls noch die aus pillenförmigen Komponenten bestehenden „Groupes d'oeufs d'origine incertaine - Groupe ovalaires“ (1872: Pl. 35, Fig. 21-24) interessieren, welche aber andersartig (nämlich oval-sphäroidal - und nicht schnur- bzw. bandförmig) angeordnet sind. Nachfolgend berichtet HERMITE (1879: 541) von „Oeufs d'origine indéterminée“ aus dem *Calymene*-Schiefer von Angers, BUREAU (1900: 181) von ebenso bezeichneten Funden aus ordovizischen Knollenschiefern derselben Region. Aufgrund ungenügender Definition des Begriffes „Oeufs d'origine indéterminée“ sowie unzureichenden Beschreibungen besteht keine Klarheit, ob das französische Material aus dem Département Maine-et-Loire dem böhmischen entspricht.

THEODORE GROOM (1902: 127-8, figs. 32-35) beschreibt als *Tomaculum problematicum* aus dem *Dictyonema*-Schiefer (Tremadoc) der Malvern Hills von Mittelengland sodann Material, welches BARRANDES „Oeufs d'origine indéterminée“ morphologisch sehr nahe steht. GROOM schwankt bei der Deutung dieser fossilen Reste zwischen Exkrementen und Eiern, letztere favorisierend. Wichtig ist, daß GROOM nicht, wie von späteren Autoren unterstellt, nur die Einzelpille systematisch beschreibt, sondern zugleich auch deren typische Anordnungsform. STUBBLEFIELD & BULMAN (1927) geben als stratigraphische Verbreitung von *Tomaculum* in den Shineton-Shales von Shropshire und Herefordshire gelegentliches Vorkommen in der *Dictyonema-flabelliforme*-Zone, regelmäßiges Vorkommen in den Transition Beds, gelegentliches Auftreten in der *Clonograptus-tenellus*-Zone sowie sporadisches Auftreten in der *Shumardia-pusilla*-Zone an. Damit ist *Tomaculum* im gesamten britischen Tremadoc nachgewiesen, mit Ausnahme der jüngsten Stufe (Arenacious Beds).

Von THORAL (1935a: 312, Taf. 34-35) als „Coprolithes?“ aus verschiedenen stratigraphischen Einheiten des Ordovizium (Tremadoc-Llandeilo) der Montagne Noire beschriebene Objekte könnten zu *Tomaculum* gehören. Nach THORAL (1935b) würden *Tomaculum*-ähnliche Spuren im Unter-Arenig der Montagne Noire mit dem Einsetzen vorwiegend sandiger Ablagerungen verschwinden und erst in den schwarzen Graptolithenschiefern (Llandeilo) von Laurens wieder auftreten (vgl. BEYER 1943: 131, RADIG 1964: 15).

Im Rahmen der Erschließung der sauerländischen Richtprofile findet KURT BEYER im Herscheider Ordovizium reiches *Tomaculum*-Material, welches er zunächst nicht einschätzen kann und als Problematikum an RUDOLF RICHTER vom Senckenberg-Museum zur Klärung übergibt. RUDOLF & EMMA RICHTER publizieren (1939: 152-168) diese Objekte ohne Kenntnis der GROOM'schen Erstbeschreibung als *Syncoprulus pharmaceus* n. g. n. sp. und erkennen die Kotpillen-Natur. Für einzelne fossile Kotpillen schlagen sie die informelle Bezeichnung *Coprulus* vor, irritierenderweise mit dem



Suffix n.g. versehen. Im selben Jahr noch stellen RICHTER & RICHTER (1939 b) die Priorität von *Tomaculum problematicum* fest. Damit ist der Nachweis von *Tomaculum* auch im deutschen Unterordoviz des Rheinischen Schiefergebirges erbracht. BEYER (1941 a) nutzt die Bedeutung dieser Spurenfossilien für die Gliederung des sauerländischen Ordovizium („Herscheider Schiefer“). *Tomaculum* tritt demnach bereits im „Plettenberger Bänderschiefer-Horizont“ (Unter-Llanvirn) auf, ist signifikant gehäuft und damit stratigraphisch verwertbar im „Unteren Tonschiefer-Horizont“ (Unteres/oberes Llanvirn), findet sich nicht im hangenden „Grauwackenschiefer-Horizont“, dann aber wieder sporadisch in den höchsten Teilen der Herscheider Schiefer („Oberer Tonschiefer-Horizont“, ?Caradoc). Wegen des Ausbleibens im sauerländer „Grauwackenschiefer-Horizont“ hält Beyer (1941 a: 216, 1943: 131) eine ausgeprägte Faziesgebundenheit für möglich.

PÉNEAU (1941) beschreibt als *Tomaculum problematicum* aus dem Llandeilo der Muldengruppe von Angers/St.-Julien-de-Vouvantes in Westfrankreich um ein Mehrfaches größere, Reiskorn-förmige Gebilde in andersartiger Organisation (keine schnur- oder bandförmig Anordnung der Pillen); sie gehören wohl nicht zum *Tomaculum*-Formenkreis (vgl. hierzu Abb. 2). VOLK (1941) hingegen trifft *T. problematicum* im Griffelschiefer (Arenig) von Steinach in Thüringen in typischer Ausbildung an. DE LLAREÑA (1946: 154 = 46, Lam. V: 23) publiziert granulare Spurenkomplexe aus eozänem Tertiärflysch des Kantabrischen Gebirges bei San Sebastián unter der Bezeichnung *Tomaculum* sp., obwohl hier *Tomaculum*-typische Merkmale fehlen.

HÄNTZSCHEL bemüht sich um eine „klassische“ d.h. typusorientierte Arbeitsweise innerhalb der systematischen Ichnologie (vgl. HERTWECK 1972: 108). Im „Spuren-Treatise“ (HÄNTZSCHEL 1962, Ergänzungs-Band 1975) und im Fossilium Catalogus (HÄNTZSCHEL 1965) orientiert er *Tomaculum* konsequent an der Originalbeschreibung GROOMS, als Ichnogenus für eine bestimmte Kotpillen-Form (zylindrisch), zugleich für deren besondere Organisationsform (in Schnüren und Bändern) und für den Ort ihrer Ausscheidung (auf Schichtoberseiten, d.h. auf Sedimentoberflächen abgelegt).

RADIG (1964) beschreibt *Tomaculum* aus dem Llandeilo der Iberischen Halbinsel; eine Verbindung zu *Tomaculum* GROOM ist wegen der ungewöhnlichen Größe (vgl. Abb. 2:3) der Einzelkörper aber nicht sicher. ROSS (1964) meldet *Tomaculum problematicum* aus den Steiger- und Weiler Schiefen der Vogesen. Aus Kernmaterial der Bohrung Arkona 101/62, datiert als Ober-Llanvirn, wird *Tomaculum problematicum* von JAEGER (1967) in zwei sehr unterschiedlichen Größen bekannt gemacht.

Im Rahmen der Revisionskartierung von Blatt 4713 Plettenberg ergänzen WO. SCHMIDT & W. ZIEGLER (1970) die Kenntnis der sauerländer *Toma-*

*culum*-Vorkommen. Hofmann (1972) interpretiert demgegenüber *Tomaculum* als Ichnogenus für Einzelpillen und bewertet *Coprulus* (RICHTER & RICHTER) als jüngeres Synonym hiervon. Folgerichtig beurteilt er die Pillenförmigen Füllkörper seiner *Quebecichnus* - Grabgänge aus dem Unterordoviz Kanadas (Quebec Gruppe) als von *Tomaculum* GROOM ununterscheidbar ähnlich. Dies ist der Beginn einer typusfernen Betrachtungsweise, die in *Tomaculum* einen ichnogenetisch klassifizierbaren „Baustein“ in komplexeren Spuren-Genera sieht. Zunächst aber beschreibt BEDNARCZYK (1974) noch *Tomaculum*-Funde sensu GROOM aus erbohrtem Ordovizium in Siltfazies von Koszalin-Chojnice, West-Pommern. Hierdurch wird deutlich, daß entgegen der Vermutung BEYERS *Tomaculum* nicht streng an Schwarzschieferfazies gebunden ist.

Im Rahmen seiner Untersuchungen an ordovizischen Spurenfossilien von Nevada (Vinini und Palmetto Formation) klassifiziert CHAMBERLAIN (1977, 1979) Pillen-gefüllte Bauten („tubular burrows filled with fecal pellets“) als *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, 1856 - und die einzelne Pille darin als *Tomaculum*, in Übereinstimmung und Fortführung des klassifikatorischen Ansatzes von HOFMANN (1972). Ebenso verfahren BENTON & TREWIN (1978) bei der Beurteilung von granularen Füllkörpern in Wurmbauten (*Planolites granosus* NICHOLSON aus der unterordovizischen Skiddaw Group Englands). Damit festigt sich die Anwendung des Ichnogenus *Tomaculum* auf Einzelpellets in komplexeren Spurenfossilien.

BOSCHEINEN (1983) beschreibt *Tomaculum problematicum* wieder in Übereinstimmung mit dem Original-Konzept GROOM's, und zwar aus *Diclyonema*-Schiefer bei Schevenhütte im Ordovizium des nordöstlichen Vennsattels. Der Charakter der von ROMANO et al. (1986) aus der Caecmes Formation (Arenig) Zentral-Portugals mitgeteilten *Tomaculum*-Funde ist unklar. PICKERILL et al. (1987) beziehen *Tomaculum* wiederum auf Einzelpillen und beschreiben und dokumentieren *Alcyonidiopsis*-ähnliche Wurmbauten aus dem Oberordoviz Kanadas (Matapedia Group) als *Syncoprulus*. Der biologische Unterschied zwischen epi- und endofaunaler Entstehung pillenartiger Körper wird nicht berücksichtigt. MIKULÁŠ (1988) meldet *Tomaculum problematicum* aus dem Oberordoviz Böhmens, und zwar aus kieseligen Konkretionen und grauen Schiefen der Bohdalec Formation (oberstes Berounian) sowie aus Peliten der Králuv Dvur und Dobrotivá Formation. Nicht alle Objekte entsprechen *Tomaculum problematicum* sensu strictu, etliche fallen in BARRANDES weiteres Formenspektrum, z.B. der „Groupes d'oeufs d'origine incertaine - Groupe ovalaires“. Den Ablagerungsraum der *Tomaculum*-führenden Bohdalec Formation charakterisiert MIKULÁŠ (1998) als wenig anoxisch, mit relativ diverser Fauna und geringer Ichno-Vergesellschaftung. SERVAIS & MALETZ (1992) weisen *Tomaculum problematicum* in der Huy Formation (Unt. Llanvirn, Region Bande de

Sambre-et-Meuse) Belgiens nach. Die Pillen liegen offenbar nicht frei, sondern haben einen Überzug, wie dies verschiedentlich auch an Ebbe-Material zu beobachten ist.

PICKERILL & NARBONNE (1995) beziehen *Tomaculum* ungeachtet des Erzeugers auf Einzelpillen jedweder Art. Granulare Einzel-Füllkörper in Wurmbauten (*Alcyonidiopsis* MASSALONGO und *Planolites* NICHOLSON) aus der Lévis Formation Ost-Kanadas werden von Ihnen als *Tomaculum* bezeichnet. *Tomaculum* degeneriert damit endgültig zum Bestandteils-Ichnogenus-komplexerer, sogenannter kompositen Ichnogenera (composite trace fossils sensu PICKERILL 1994, PICKERILL & NARBONNE 1995). ORR (1996) untersucht die Ichnofauna der Skiddaw Group im Lake District (Unterordoviz England) und beschreibt in diesem Zusammenhang *Tomaculum problematicum* als *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER 1939a). *Alcyonidiopsis* MASSAL. ist für ORR das ältere Synonym von *Syncoprulus* R. & R., *Tomaculum* das Ichnogenus für die Einzelpille und *Coprulus* das jüngere Synonym hierzu. Unterschiede epi- und endofaunaler Erzeugungsweise bleiben unberücksichtigt. Im gleichen Jahr publizieren ORR, BENTON & TREWIN (1996) Wurmbauten mit Pillenfüllung aus dem Unterkarbon von Menorca als *Syncoprulus pharmaceus*. Die Bauten zeigen das stropho- und thigmotaktische Verhalten eines infaunalen Erzeugertieres, fernab des ursprünglichen *Tomaculum*-Konzeptes.

## Systematik

Zeichenerklärung zur Synonymie:

- \* Aufstellung des Taxon (Protolog)
- v Original (-abbildung) gesehen und bewertet
- nv non vidi - Originalarbeit/-Material nicht gesehen (unbewertetes Rezitat)
- pp nur Teile der Materialkollektion sind synonym
- ? Synonymie fraglich
- aff Affinität
- non keine Synonymie

Stoffwechselfspuren - Faecichnia (sensu GEYER 1973)

Ichnogenus *Tomaculum* GROOM, 1902

- non 1856 *Alcyonidiopsis* nov. gen. – MASSALONGO: 48-49, Taf. VII, Fig. 1-2.  
[Anm.: granular gefüllter Wurmbau mit Scheitelung im Anordnungsbild der Granulae; Auswahl der Typusart *A. longobardiae* durch ANDREWS 1955: 102]
- 1872 Oeufs d'origine indéterminée. – BARRANDE: Pl. 18, Fig. 30-33.
- ? 1872 Groupes d'oeufs d'origine incertaine-Groupes ovalaires. – BARRANDE: Pl. 35, Fig. 21-24.  
[Anm.: elongiert-zylindrische Komponenten, atypisch sphäroidale Aggregate]

- non 1872 Groupes d'oeufs d'origine incertaine-Groupes cylindroides. – BARRANDE: Pl. 35, Fig. 25-39 [Anm.: atypisch sphäroideale Komponenten, atypische z.T. bautenförmige Aggregate]
- \* 1902 *Tomaculum* gen. nov. – GROOM: 126-128, Fig. 32-35.
- v 1939a *Syncoprulus* n. g. – RICHTER & RICHTER: 164.
- non 1939a *Coprulus* n. g. – RICHTER & RICHTER: 163-164.  
[Anm.: informelle Bezeichnung für einzelne zylindroide Kotpille; nomen nudum; vgl. demgegenüber HOFMANN 1972 u. a.]
- non 1946 *Tomaculum*. – GÓMEZ DE LLARENA: 46, Lam. V: Fig. 23.  
[Anm.: parallel-quergepackte Granulae, bezogen auf die Längserstreckung des Aggregates]
- non 1952 *Coprulus*. – MAYER, G.: 377-379. [*Coprulus oblongus*, *C. sphaeroidens*, als distinkte Fäkal-Pellets, eingeschwemmt oder abgelegt in (!) Wurmröhren; Unterer Hauptmuschelkalk von Wiesloch bei Heidelberg]
- 1953 *Tomaculum problematicum* GROOM. – SCHÄFER: 50.
- non 1958 *Coprulus*. – MAYER, G.: 314f. [*Coprulus* in *Rhizocorallium commune*, *Coprulus oblongus* in *Loxonema obsoletum*].
- 1962 *Tomaculum* GROOM, 1902. – HÄNTZSCHEL: W 218-19.
- 1965 *Tomaculum* GROOM 1902. – HÄNTZSCHEL: 93.
- non 1965 *Coprulus*. – MAYER, G.: 57f.
- non 1972 *Tomaculum*. – HOFMANN: 194.  
[Anm.: erstmaliger Bezug von *Tomaculum* auf Einzelpillen; wertet *Coprulus* als jüngeres Syn. von *Tomaculum*; bezeichnet Pillen-förmige Füllkörper in *Quebecichnus* als von *Tomaculum* ununterscheidbar]
- 1975 *Tomaculum* GROOM, 1902. – HÄNTZSCHEL: W 143.
- 1977 *Alcyonidiopsis*. – CHAMBERLAIN.  
[zit. nach PICKERILL & NARBONNE 1995: 59; betrachtet *Alcyonidiopsis* demnach als älteres Synonym von *Tomaculum*].
- non 1978 *Tomaculum* – BENTON & TREWIN: 7.  
[Anm.: Kleine Unterscheidung zwischen auf der Sedimentoberfläche abgelegten Einzelpellets und infaunal erzeugten Rejactamenta]
- non 1979 *Tomaculum*. – CHAMBERLAIN: 12, Fig. 3; vgl. auch S. 18.  
[Anm.: *Tomaculum* als komposites Ichnogenus für Einzelpillen entsprechend gefüllter Wurmbauten, die ihrerseits als *Alcyonidiopsis* bezeichnet werden]
- 1982 *Tomaculum*. – BENTON: 117 (Fig. 2).
- ? 1986 *Tomaculum*. – ROMANO, BRECHLEY & MCDUGALL: 425, Fig. 3.
- non 1987 *Tomaculum*. – PICKERILL, FYFFE & FORBES: 86.  
[Anm.: beziehen *Tomaculum* auf Einzelpillen; beschreiben und dokumentieren unter *Syncoprulus Alcyonidiopsis*-ähnliche Wurmbauten; werten *Alcyonidiopsis* als *nomen oblitum*]
- non 1995 *Tomaculum* GROOM 1902. – PICKERILL & NARBONNE: 56-59.  
[Anm.: beziehen *Tomaculum* Erzeuger-unabhängig auf Einzelpillen, werten *T.* als kompositen Bestandteil der Wurmbauten-Ichnogenera *Alcyonidiopsis* MASSAL. und *Planolites* NICHOLS.]
- non 1996 *Tomaculum*. – ORR et al.: 252. [Anm.: bewerten *T.* wie PICKERILL et al. 1987]



pp 1996 *Alcyonidiopsis*. – ORR: 195, 197.

non 1996 *Tomaculum*. – ORR: 195.

Anm.: bewertet *Coprulus* als jüngeres Synonym von *Tomaculum* für Einzelpillen, *Alcyonidiopsis* als älteres Synonym von *Syncoprulus* für „pellet filled burrows“ und *Planolites granosus* NICHOLS. als ungültiges *nomen nudum* mit der Bedeutung von *Syncoprulus*].

nv 1996 *Tomaculum*. – BENTON & HISCOCK.

Typus-Art: *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902 [Anm.: durch Monotypie].

Erstbeschreibung: GROOM, TH. (1902) - The sequence of the Cambrian and associated beds of the Malvern Hills. – Quart. J. Geol. Soc. London, **58**, S. 127-28; London. Die kennzeichnenden Partien des schriftlichen Protologes lauten:

“... a number of small sausage-shaped bodies ..., The constancy in size and shape of these bodies points, with a certain amount of definiteness, to their organic nature. They are occasionally isolated, or in groups of two or three, but are usually collected together in elongated patches, or in short, broad, or narrow, more or less irregularly curved or bent strings, which are flattened in the plane of bedding. The longest fragment of such a string seen is about 15 mm. in length, and must contain at least 40 or 50 of the bodies; in other fragments ... a length of 10 to 15 mm. is visible, and in this length some 25 bodies can be counted. In these strings and patches the bodies are orientated in all directions: in some cases they are closely packed together, and piled up one over the other: in others the texture is looser, and the bodies appear to be disposed in a single layer. The individuals are cylindrical in shape, with circular section, and broadly rounded and equal ends; the breadth is about one-third of the length. The average length of 14 of the most perfect examples measured was 1.50 mm., and the average breadth of 13 of these 0.53 mm.; the smallest among them measured 1.23 and 0.45 mm. in length and breadth respectively; the corresponding measurements of the longest individual were 1.72 and 0.52 mm.; four, however, were somewhat broader, the breadth of three of these being about 0.67 mm.; these, however, are possibly a little flattened by pressure. One individual, larger than any of these 14 or than any others seen, measured 2.03 by 0.75 mm. The many remaining examples do not appear to depart greatly from the average size. The external surface appears to have been smooth, although the internal cast sometimes show faint indications of longitudinal and transverse striation ...”.

Weitere morphographische/klassifikatorische Information: RICHTER & RICHTER 1939a, S. 153-55, 164-65; HÄNTZSCHEL 1962, 1965, 1975.

Gattungsrevision: Aus der kommentierten Synonymliste und der Originalbeschreibung zu *Tomaculum* ist ersichtlich, daß GROOM seit HOFMANN (1972: 194) von der überwiegenden Zahl der Folgebearbeiter auf die Erstbeschreibung fossiler Einzelpellets festgelegt wurde. Zutreffend demgegenüber ist, daß GROOM typische Aggregatisierungen vorlagen und diese

von ihm auch abgebildet und beschrieben worden sind. GROOM hat ausdrücklich darauf hingewiesen, daß *Tomaculum* als Einzelpille nur ausnahmsweise auftritt. Damit ist *Tomaculum* ein Ichnogenus für eine bestimmte Pillenform (zylindrisch mit gerundeten Enden, bestimmtes Längen-/Breitenverhältnis) und zugleich für eine charakteristische Anordnung derartiger Pillen (als Pakete, in gebogenen Schnüren und Bändern, auf Schichtoberseiten abgelegt). RICHTER & RICHTER (1939b) haben dies zutreffend erkannt und ihr entsprechendes Ichnogenus *Syncoprulus* R. & R., 1939a zum jüngeren Synonym erklärt. *Coprulus* (RICHTER & RICHTER 1939a; nomen nudum) war dagegen vorgesehen als informelle Bezeichnung für unterschiedliche coprogene Einzel-Pellets (RICHTER & RICHTER 1939a, S. 164: „Das Bestehen dieses unverbindlichen Namens erlaubt auch, alle losen Pillen zunächst als *Coprulus* unschädlich unterzubringen“). G. MAYER (1952: 377f) schloß erkennbar als erster Arten ein, nämlich *Coprulus oblongus* MAYER, 1952 und *C. sphaeroideus* MAYER, 1952. Demnach wurde MAYER Autor dieses Ichnogenus (IRZN Art. 50, 21), ohne eine Typusart festzulegen (vor 2000 nicht erforderlich, vgl. Art. 66.1, 13.3.3). *Coprulus* RICHTER & RICHTER kann aus doppeltem Grund (1. Konzept-Unterschied, 2. ohne taxomischen Stand) nicht jüngeres Synonym von *Tomaculum* sein, wie HOFMANN (op. cit.) aber meint, und *Syncoprulus* nicht aus der jüngeren Synonymie von *Tomaculum* befreien, wie PICKERILL, FYFFE & FORBES (1987: 86) jedoch glauben. Es stellt sich nicht die Frage, ob *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, 1856 Priorität vor *Tomaculum* GROOM, 1902 haben könnte (vgl. demgegenüber ORR et al. 1996: 252 und ORR 1996: 195). *Alcyonidiopsis* ist ein infaunal erzeugter, granular gefüllter Bau und konkurriert möglicherweise mit *Granularia* POMEL, 1849 und *Planolites granosus* NICHOLSON (Manuskri. 1872, unpubl. nomen nudum), nicht aber mit den epifaunal erzeugten *Tomaculum* - Aggregaten. *Tomaculum* eignet sich deshalb auch nicht als partikuläres Ichnogenus

**Tab. 1.** Maße und Dimensionen von Einzelpillen ausgewählter *Tomaculum*-Schnüre aus dem Unteren Tonschiefer-Horizont (sensu K. BEYER 1941a), Ebbe-Sattel, Lokalität Kiesbert (vgl. KOCH & LEMKE 1995: 19), Rechtsrheinisches Schiefergebirge.

**Table 1.** *Tomaculum problematicum* GROOM 1902. Dimensions and proportions of single pellets. All specimens from „Unterer Tonschiefer-Horizont“ (sensu K. BEYER 1941a), Ebbe-Anticline, locality Kiesbert (KOCH & LEMKE 1995: 19), Rhenish Massif, Germany.

Sammlungs-Nr. Collection-No.	Breite Breadth	Länge Length	L/B	Ø L/B
IMGP G5 1081-S12 (coll. KOCH)	0.65 0.55 0.7	1.8 1.7 1.7	2.77 3.09 2.43	2.76
IMGP G5 1081-S26 (coll. KOCH)	0.65 0.6 0.5	1.85 1.8 1.8	2.85 3.0 3.1	2.98
IMGP G5 1081-S31 (coll. KOCH) [ s. Abb. 7 ]	0.7 0.65 0.65 0.7 0.7 0.8 0.6	2.0 1.9 1.8 1.9 1.7 1.9 1.8	2.86 2.9 2.77 2.71 2.43 2.38 3.0	2.72
IMGP G5 1081-S40 (coll. KOCH) [ s. Abb. 8 a-c ]	0.68 0.7 0.65 0.7	1.8 1.9 1.7 1.75	2.66 2.71 2.62 2.5	2.62
IMGP G5 1081-S59 (coll. KOCH) [ s. Abb. 5 ]	0.65 0.7 0.65 0.7 0.7	1.8 1.8 1.75 1.8 1.75	2.77 2.57 2.7 2.57 2.5	2.62
IMGP G5 1081-S100 (coll. KOCH)	0.3 0.35 0.4 0.35	0.75 0.75 0.8 0.8	2.5 2.14 2.0 2.29	2.23
IMGP G5 1081-S110 (coll. KOCH) [ s. Abb. 4 ]	0.35 0.4 0.3 0.3 0.35 0.3	0.75 0.9 0.75 0.9 1.0 0.95	2.14 2.25 2.5 3.0 2.86 3.17	2.65
IMGP G5 1081-S111 (coll. KOCH) [ s. Abb. 3 ]	0.35 0.35 0.35	0.9 0.95 1.0	2.57 2.71 2.86	2.71
IMGP G5 1081-S180 (coll. KOCH)	0.5 0.45 0.45	1.3 1.3 1.2	2.6 2.89 2.67	2.72
IMGP G5 1081-S181 (coll. KOCH)	0.4 0.5	1.2 1.3	3.0 2.6	2.8
IMGP G5 1081-S182 (coll. KOCH)	0.4 0.35	1.2 1.1	3.0 3.14	3.07
IMGP G5 1081-S183 (coll. KOCH)	0.5 0.5 0.45	1.15 1.3 1.3	2.3 2.6 2.89	2.59
IMGP G5 1081-S184 (coll. KOCH) [ s. Abb. 6b ]	0.7 0.65 0.7	2.0 1.9 1.9	2.86 2.92 2.71	2.59
IMGP G5 1081-S185 (coll. KOCH)	0.95 0.8 0.8 0.85	2.5 2.7 2.4 2.5	2.63 3.38 3.0 2.94	2.99
IMGP G5 1081-S186 (coll. KOCH)	0.8 0.7	2.2 2.0	2.75 2.86	2.8
IMGP G5 1081-S189 (coll. KOCH)	0.75 0.7 0.8 0.8	2.0 2.0 2.1 2.2	2.67 2.86 2.62 2.75	2.72
IMGP G5 1081-S190 (coll. KOCH) [ s. Abb. 6a ]	0.8 0.7 0.7 0.7	2.2 2.2 2.1 2.0	2.75 3.14 3.0 2.86	2.93
L1a 10 (coll. LEMKE) [ s. Abb. 1 ]	0.5 0.5 0.5	1.15 1.25 1.4	2.3 2.5 2.8	2.53
GPIuM Univ. Hamburg K-T01 (coll. EISERHARDT)	0.6 0.7 0.65	1.9 1.9 2.1	3.16 2.71 3.23	3.03
GPIuM Univ. Hamburg K-T02 (coll. EISERHARDT)	0.7 0.55	1.8 1.6	2.57 2.91	2.74
GPIuM Univ. Hamburg K-T03 (coll. EISERHARDT)	0.6	1.8	3.0	3.0
GPIuM Univ. Hamburg K-T04 (coll. EISERHARDT)	0.7 0.65	1.7 1.7	2.43 2.62	2.52

für pillenförmige Einzelkomponenten in „kompositen“ *Alcyonidiopsis* - und *Planolites*-Bauten (vgl. demgegenüber aber PICKERILL & NARBONNE 1995: 56-59).

Im Ergebnis: *Tomaculum* GROOM, 1902 ist ein Ichnogenus für auf Schichtoberseiten abgelegte Kotpillen bestimmter Form und Aggregatisierung, *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER, 1939a das jüngere Synonym hierzu. *Coprulus* sensu RICHTER & RICHTER (1939a, nomen nudum) kann als informelle Bezeichnung für fäkale Einzelpellets dienen. *Coprulus* G. MAYER, 1952 ist ein Ichnogenus für in (!) Wurmbauten eingespülte oder darin abgelegte Kotpillen und evtl. jüngeres Synonym von *Alcyonidiopsis* MASSALONGO, 1856.

Revidierte Diagnose: Pillen-förmige zylindrische fossile Kotpillen mit konvex abgerundeten Enden (informelle Bezeichnung für die Einzelpille: *Coprulus* sensu RICHTER & RICHTER 1939 a; nomen nudum) in charakteristischer Anordnung, als gebogene oder abgewinkelte Schnüre und Bänder auf der Schichtoberfläche abgelegt.

Revised Diagnosis: Pill-like coprogenic pellets, cylindrical with concave terminations (informal name for single pellet: *Coprulus* sensu RICHTER & RICHTER 1939 a; nomen nudum), epifaunal originated on bedding planes, arranged as curved or angular strings or bands.

Anmerkung: *Tomaculum* igen. ist in typischen Fällen auf der Schichtoberseite erhalten und geht nicht mit Wühlgefügen oder bautenartigen Sedimentstrukturen einher. Die Pillen sind im allgemeinen nicht oder nur geringfügig deformiert.

Hinweis: Nach einer Definition von HÄNTZSCHEL et al. (1968) spricht man bei fossilen Exkrement-Körpern von „Kotpillen“ bei einer Dimension < 10 mm (im typischen Fall < 5 mm). Dies korrespondiert mit einer Festlegung von EKDALE et al. (1984), wonach bei Dimensionen > 10 mm der Begriff „Koprolith“ anzuwenden ist.

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Ordovizium, Europa.

Arten: *T. problematicum* GROOM, 1902.

Ichnospezies *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902

(Abb. 1-8)

	1872	Oeufs d'origine indéterminée. – BARRANDE: Pl. 18, Fig. 30-33.
?	1872	Groupes d'oeufs d'origine incertaine-Groupes ovalaires. – BARRANDE: Pl. 35, Fig. 21-24.
non	1872	Groupes d'oeufs d'origine incertaine-Groupes cylindroides. – BARRANDE: Pl. 35, Fig. 25-39.
n.v.	1879	Oeufs d'origine indéterminée. – HERMITE: 541.
n.v.	1900	Oeufs d'origine indéterminée. – BUREAU: 181.



- \*v 1902 *Tomaculum problematicum* gen. et sp. nov. – GROOM: 126-128, Fig. 32-35.
- nv 1935a Coprolithes? – THORAL: 312, Taf. 34, 35. [cit. RADIG 1964]
- nv 1935b *Tomaculum*. – THORAL. [cit. BEYER 1943: 131]
- v 1939a *Syncoprulus pharmaceus* n. sp. – RICHTER & RICHTER: 164-165, Abb. 2-7; non Abb. 1.
- 1939b *Tomaculum problematicum* GROOM. – RICHTER & RICHTER: 279.
- 1941 *Tomaculum problematicum* GROOM. – RICHTER & RICHTER: 133.
- 1941a *Tomaculum problematicum* GROOM. – BEYER: 201 f.
- 1941b *Tomaculum problematicum* GROOM. – BEYER: 265.
- v 1941 *Tomaculum problematicum* GROOM. – VOLK: 123f, Abb. 1-5.
- non 1941 *Tomaculum problematicum* GROOM. – PÉNEAU: 127f, Abb. 1-11.
- v 1943 *Tomaculum problematicum* GROOM. – BEYER: 124f, Taf. 3.
- aff 1952 *Coprulus oblongus*. – MAYER, G.: 377f., Abb. 1.
- 1953 *Tomaculum problematicum* GROOM. – SCHÄFER: 50.
- non 1954a *Coprulus oblongus*. – MAYER, G.: 228, Taf. 15:3 u. Taf. 18c.
- non 1954b *Coprulus oblongus*. – MAYER, G.: 427, Abb. 1 (abgebildet zusammen mit *C. sphaeroideus*).
- non 1955 *Coprulus bacilliformis*. – MAYER, G.: 534, Abb. 6.
- 1962 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – HÄNTZSCHEL: W218-219; Fig. 133,1.
- ? 1964 *Tomaculum problematicum* GROOM 1902. – RADIG: 12-18, Taf. 5, Fig. 1-5.
- nv 1964 *Tomaculum problematicum* GROOM. – ROSS [cit. SERVAIS & MALETZ 1992: 273]
- 1965 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – HÄNTZSCHEL: 93.
- v 1967 *Tomaculum problematicum* GROOM. – JAEGER: 171, Taf. II, Bild 10.
- 1970 *Tomaculum problematicum* GROOM. – SCHMIDT, Wo. & ZIEGLER, W. 23, 26, 27, 29, 30, 32.
- v 1974 *Tomaculum problematicum* GROOM. – BEDNARCZYK: 584, Tab. 2, 587, Tab. 2, 589, Taf. 1:6.
- 1975 *Tomaculum problematicum*. – HÄNTZSCHEL: W 143.
- nv 1977 *Tomaculum*. – CHAMBERLAIN. [cit. CHAMBERLAIN 1979]
- PP 1978 *Planolites granosus*. – BENTON & TREWIN ex Manuscr. NICHOLSON 1872: Taf. iV, Fig. 4-5/non: Fig. 3.
- non 1979 *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER), 1937. – CHAMBERLAIN: 17, Tab. 1 u. 2.
- non 1979 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – CHAMBERLAIN: 18, Tab. 1.
- v 1981 *Tomaculum problematicum* GROOM. – EISERHARDT et al.: 202-203.
- v 1983 *Tomaculum problematicum* GROOM 1902. – BOSCHEINEN: 181-184, Abb. 1 a, 1 b.
- non 1987 *Syncoprulus pharmaceus*. – PICKERILL, FYFFE & FORBES: 86, Fig. 5b.
- PP 1988 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – MIKULÁŠ: 352, Pl. IV: 2 (?1, 10), Pl. V: 5 (?1, 2, 6).

- v 1990 *Tomaculum problematicum*. – KOCH et al.: 70-74, 78, 129, Taf. 1, Taf. VI: o.l.
- 1992 *Tomaculum problematicum* GROOM. – SERVAIS & MALETZ: 269, 273, plate. II, fig. 12-13.
- v 1995 *Tomaculum problematicum* GROOM 1901. – KOCH & LEMKE: 20.
- v 1995 *Tomaculum problematicum* GROOM. – KOCH: 18.
- non 1995 *Tomaculum problematicum* GROOM 1902. – PICKERILL & NARBONNE: 56, 59.
- non 1995 *Alcyonidiopsis pharmaceus*. – PICKERILL & NARBONNE: 59.
- non 1995 *Alcyonidiopsis longobardiae*. – PICKERILL & NARBONNE: 59. [cit. ORR 1996: 195].
- v 1996 *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER, 1939a). – ORR: 195-197, Fig. 3 a.
- non 1996 *Alcyonidiopsis pharmaceus*. – LESZCZYNSKY: 250/251.
- 1996 *Alcyonidiopsis pharmaceus*. – ORR: 198, Fig. 3.
- non 1996 *Syncoprulus pharmaceus*. – ORR, BENTON & TREWIN: 251-252, Fig. 9D, E.
- 1997 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – ZAGORA: 363.
- nv 1997 *Tomaculum problematicum*. – COUTO et al.
- 1998a *Tomaculum*. – MIKULÁŠ: 154, Fig. 11.
- 1999 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1901. – SCHALLREUTER & KOCH: 480.
- v 1999 *Tomaculum problematicum* GROOM. – KOCH: 380-381.
- 2000 *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER, 1939b). – MALETZ: 54.
- 2001 *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902. – EISERHARDT et al. [im Druck).

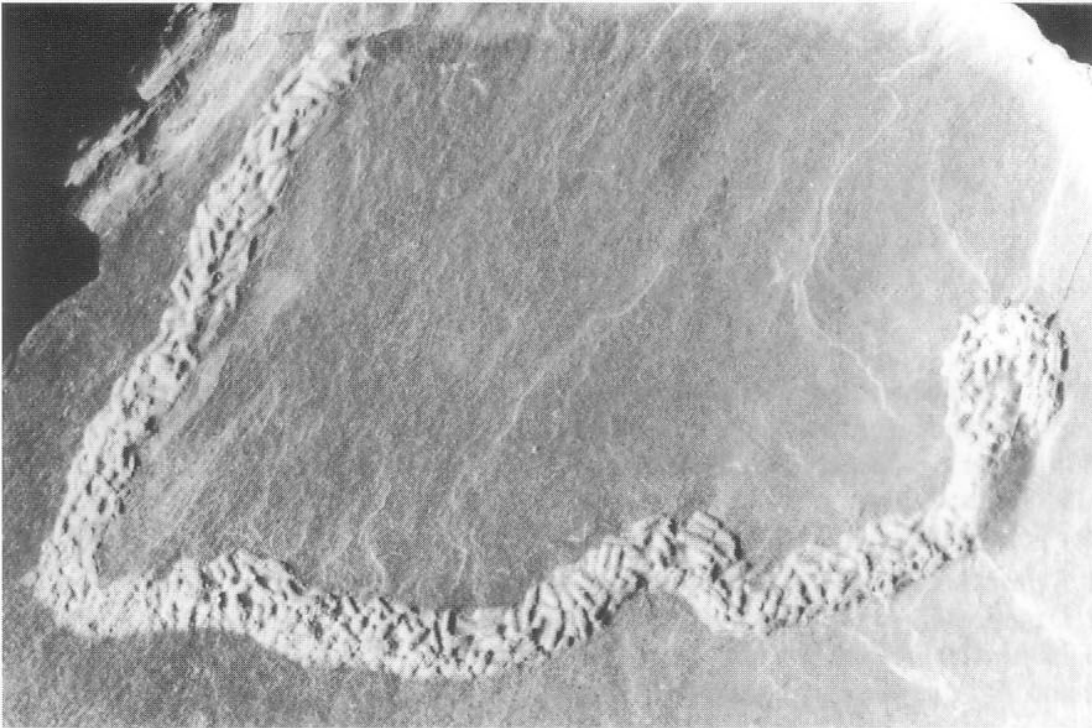
Typus-Serie: Die unter der Bezeichnung Figs. 32-35 (GROOM 1902: 126) abgebildeten Objekte.

Locus typicus und stratum typicum: Südliche Malvern Hills, England-*Dictyonema*-Schiefer der Bronsil-Shales.

Originalbeschreibung: GROOM (1902: 126-128, hier auf S. 333 unter Originalbeschreibung des Ichnogenus *Tomaculum* wiedergegeben).

Weitere morphographische/klassifikatorische Information: RICHTER & RICHTER 1939 a, S. 153-55, 164-65, HÄNTZSCHEL 1962, 1965, 1975).

Revidierte Beschreibung: Pillen-förmige zylindrische fossile Kotpillen mit konvex abgerundeten Enden in charakteristischer Anordnung. Die Kotpillen zeigen ein auffallend konstantes Längen/Breiten-Verhältnis. Die Ablage auf der Sedimentoberfläche erfolgte als Einzelpille, in loser Streuung, in Paketen aus parallelgestellten Pillen unterschiedlicher Ausrichtung, als gebogene oder abgewinkelt verlaufende Schnüre und Bänder, die sich ihrerseits aus Pillen-Paketen zusammensetzen und besonders an den Endabschnitten Auflösungs-tendenzen zu lockerer Streuung zeigen. Die



**Abb. 1.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

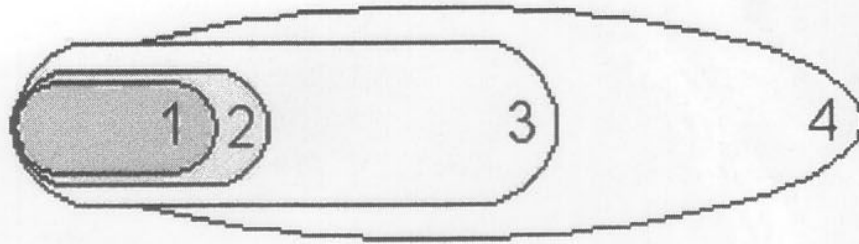
Außergewöhnlich langes und vollständiges Exemplar aus relativ kleinen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.25 \text{ mm}$ ), auf Schichtoberseite in parallelen und subparallelen Paketen abgelegt, Spurenverlauf abschnittsweise schwach gebogen bis scharf abgewinkelt. Unterer Tonschiefer-Horizont, Unter-Llanvirn, Kiesbert / Ebbe-Sattel (Coll. LEMKE Lla 10; Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 7.6 cm.

**Fig. 1.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Exceptionally large and complete specimen, pellets relatively small ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.25 \text{ mm}$ ); accumulation took place on the sediment surface in parallel and subparallel patches; course of the string is softly bent to sharply angular. Unterer Tonschiefer-Horizont, Lower Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. LEMKE Lla 10). Photo width equals 7.6 cm (for measures and dimensions see table 1).

Ablage der Pillen erfolgte ein- oder mehrlagig, flächig oder in wurstförmiger Drängung.

Anmerkungen: Am Ebbe-Material läßt sich statistisch belegen, daß Kleinformen und Normalgrößen, Einzelpillen, klumpig-strangförmige sowie schnur- und bandförmige Anhäufungen mit oder ohne Knick eine einzige Art darstellen (Diagr. 2).



**Abb. 2.** Maßstabsgetreue Größen- und Umrißdarstellung von fäkalen Einzelpillen verschiedener Herkunft. Das Material RADIG (1964) von der Iberischen Halbinsel fällt seiner Größe wegen aus dem *T. problematicum*-Spektrum; das Material PÉNEAU (1941) aus West-Frankreich liegt wegen Übergröße der Pillen und Verschiedenheit der Form außerhalb des *Tomaculum*-Bereiches (s. Diagr. 1).

- 1 *T. problematicum*, Material Malvern Hills (GROOM 1902)
- 2 *T. problematicum*, Material Ebbe-Sattel (diese Arbeit) - (this paper)
- 3 ?*T. problematicum*, Material Iberische Halbinsel (RADIG 1964)
- 4 non *T. problematicum*, Material West-Frankreich (PÉNEAU 1941)

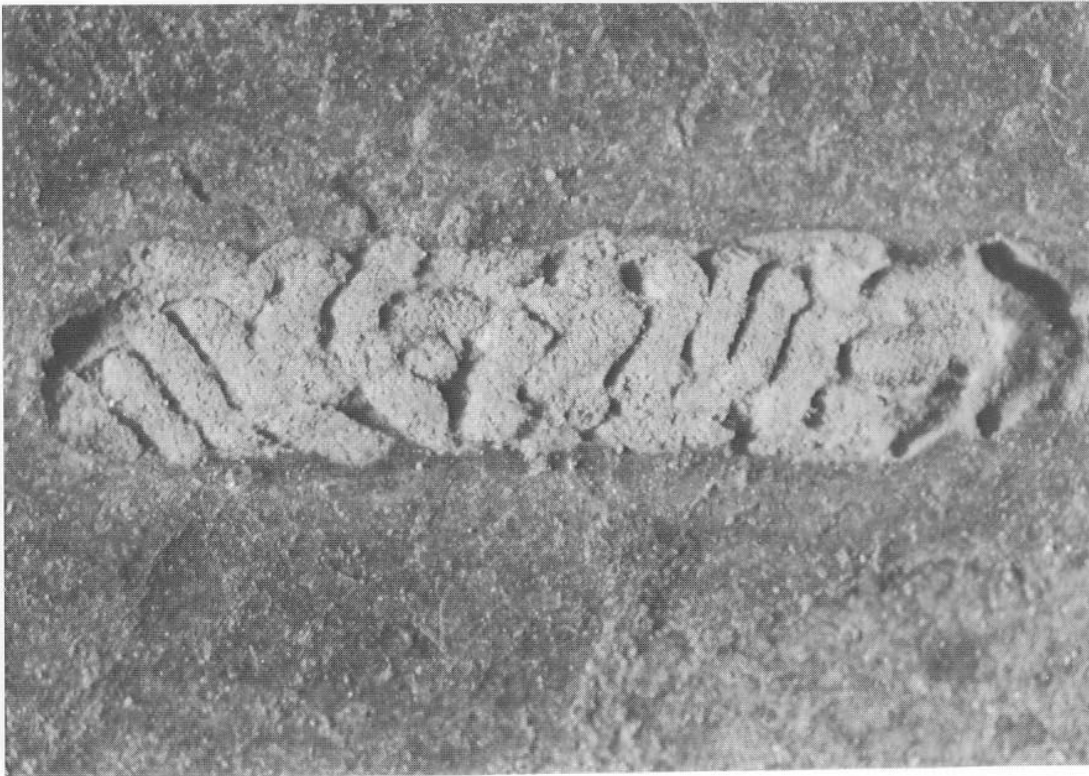
**Fig. 2.** True-scale outline graph of single fecal pellets of different provenance. RADIG's material (3) from the Iberian Peninsula is in respect of *T. problematicum* incongruent because of its larger size, PÉNEAU's material from Western France (4) is clearly outside of *Tomaculum* because of its larger size and different outline.

Material- und Gefügebestand der Pille unterscheiden sich in den RE-mikrographisch untersuchten Fällen deutlich vom umgebenden Sediment (Abb. 8c), der Kompaktionsgrad der Pillen ist gering.

Maße und Verhältniswerte (Diagr. 1): Das Ergebnis der Vermessung von Einzelpillen aus dem Unter-Llanvirn des Ebbe-Sattels ist in Tab. 1 gelistet. Die Länge der gemessenen Pellets variiert bei typischen Exemplaren zwischen 0.75 und 2.7 mm, die Breite zwischen 0.3 und 0.95 mm. Die Standard-Abweichungen von L und B sind erheblich, die L/B-Proportion ist demgegenüber recht konstant.

<i>T. problematicum</i> (Ebbe-Anticl.)	min [Δ]	max [Δ]	Ø
Länge	0.75 [- 55 %]	2.70 [+ 69 %]	1.60
Breite	0.30 [- 45 %]	0.95 [+ 61 %]	0.58
Länge/Breite	2.14 [- 22 %]	3.23 [+ 19 %]	2.72





**Abb. 3.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Exemplar aus relativ kleinen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 0.9-1.0$  mm), mehrlagig in wurstförmiger Drängung auf Schichtoberseite abgelegt. Unterer Tonschiefer-Horizont, Unter-Llanvirn, Kiesbert / Ebbe-Sattel (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 111; Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 9.6 mm.

**Fig. 3.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Multilayered specimen, sausage-shaped, composed of relatively small pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 0.9-1.0$  mm), accumulated on sediment surface. Unterer Tonschiefer-Horizont, Lower Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. KOCH IMGP Gö 1081 - S 111). Photo width equals 9.6 mm (for measures and dimensions see table 1).

#### Zeitliche und räumliche Verbreitung:

England: Tremadoc; *Dictyonema*-Schiefer der Bronsil-Shales, Malvern Hills, Herefordshire; (GROOM 1902).

Anm.: STUBBLEFIELD & BULMAN (1927) geben eine Faunenliste der Shineton-Shales von Shropshire und Herefordshire. Als stratigraphische Verbreitung von *Tomaculum* wird gelegentliches Vorkommen in der *Dictyonema-flabelliforme*-Zone, regelmäßiges Vorkommen in den Transition-Beds, gelegentliches Vorkommen in der *Clono-*



**Abb. 4.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

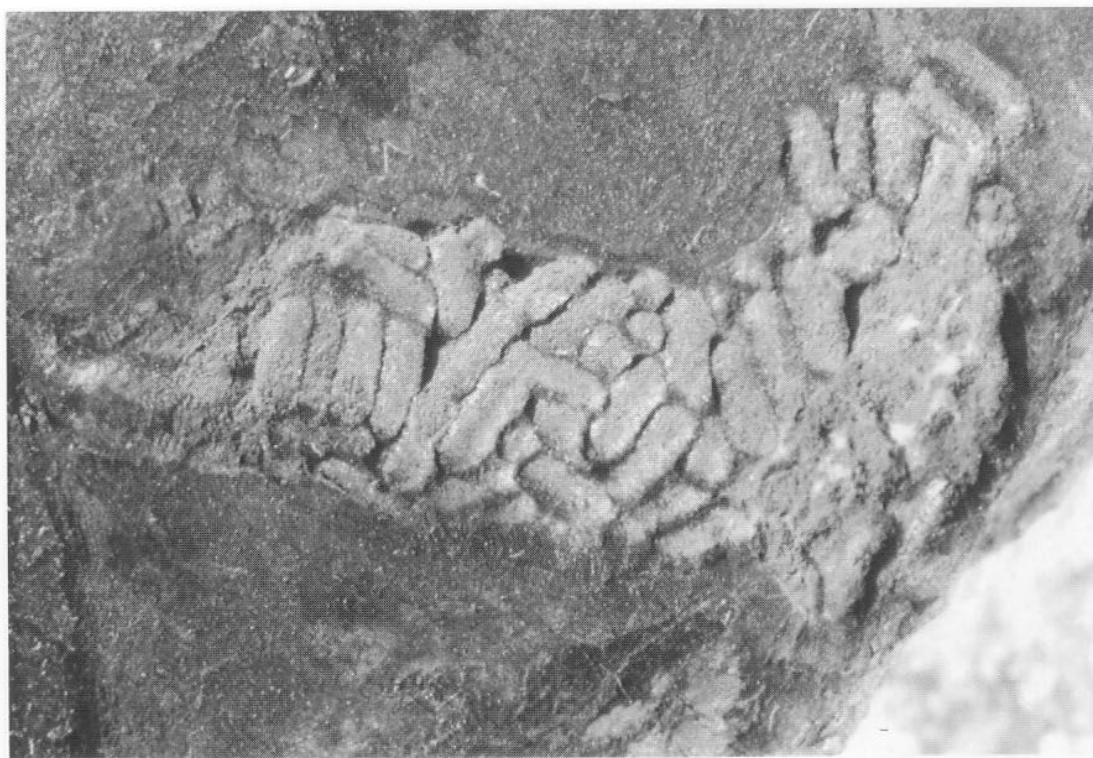
Exemplar aus relativ kleinen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 0.75-1.00$  mm) bestehend, in lockerem Verband auf Schichtoberseite abgelegt, mit Auflösungstendenz bis hin zur Einzelpillen-Ablage. Unterer Tonschiefer-Horizont, Unter Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Sattel (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 110, Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 11.4 mm.

**Fig. 4.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Specimen composed of relatively small pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 0.75-1.00$  mm), loosely accumulated on sediment surface. Unterer Tonschiefer-Horizont, Lower Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 110). Photo width equals 11.4 mm (for measures and dimensions see table 1).

*graptus-tenellus*-Zone sowie gelegentliches Vorkommen in der *Shumardia-pusilla*-Zone angegeben. Fehlende Beobachtungen in den Brachiopod-Beds. Hieraus ergibt sich für *Tomaculum* ein Nachweis im gesamten britischen Tremadoc, mit Ausnahme der jüngsten Stufe (Arenaceous Beds).

Ob. Tremadoc - Unt. Llanvirn; Skiddaw Group, Lake District; (NICHOLSON 1873 unpubl., 1978 posthum; ORR 1996).



**Abb. 5.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Exemplar aus durchschnittlich großen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.8 \text{ mm}$ ) mehrlagig in wurstförmiger Drängung auf Schichtoberseite abgelegt. Beachte: scharf abgewinkelter Spurenverlauf. Unterer Tonschiefer-Horizont, Unter-Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Sattel (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 59; Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 17 mm.

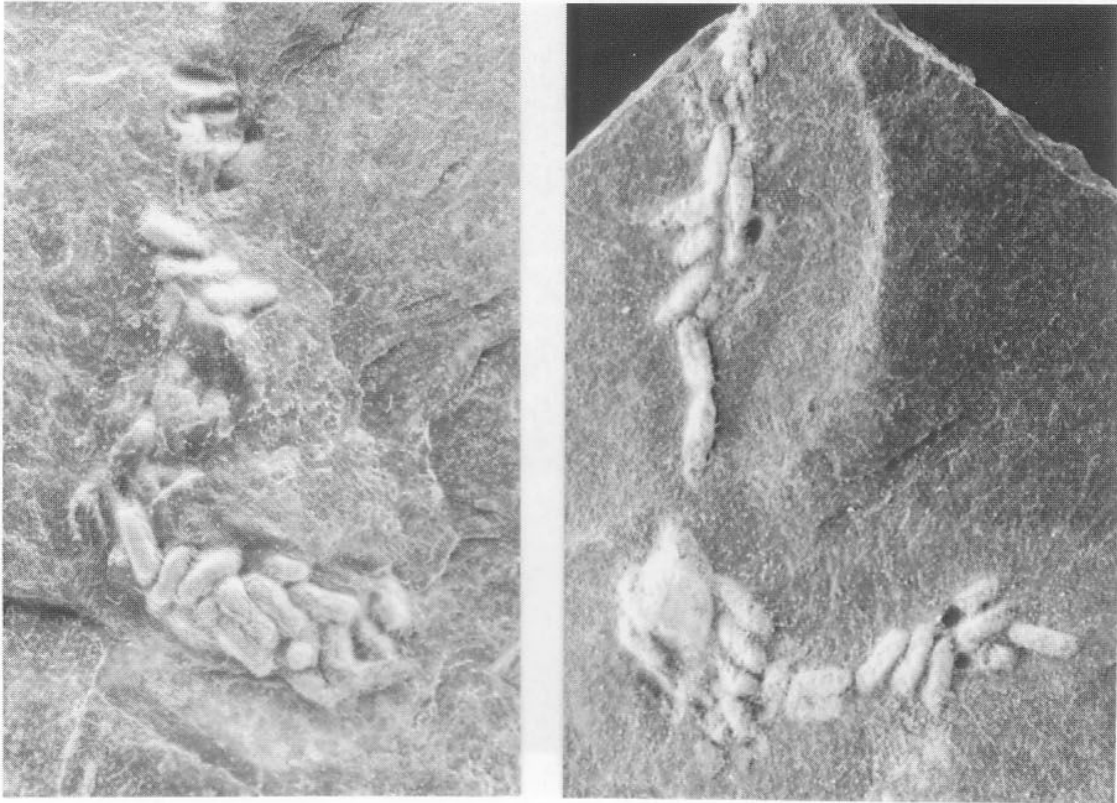
**Fig. 5.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Multilayered sausage-shaped trace, pellets of average size ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.8 \text{ mm}$ ), accumulated on sediment surface. Note: angular change of trace course. Unterer Tonschiefer-Horizont, Lower Llanvirn, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 59). Photo width equals 17 mm (for measures and dimensions see table 1).

Deutschland: Arenig; Griffelschiefer, Thüringen; (VOLK 1941).

Tremadoc; Schevenhütte, Eifel, (BOSCHEINEN 1983).

Unt. Llanvirn – Caradoc; Herscheider Schiefer, Ebbe-Sattel, Rhein. Schiefergebirge; (RICHTER & RICHTER 1939a, b, 1941; BEYER 1941a, b, 1943; SCHMIDT & ZIEGLER, 1970; EISERHARDT et al. 1981; KOCH 1995, 1999; KOCH & LEMKE 1995; KOCH et al. 1990; SCHALLREUTER & KOCH 1999).



**Abb. 6.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Exemplare aus überdurchschnittlich großen Pellets. Die Kotpillen-Schnüre wurden vom Erzeuger auf Schichtoberseiten abgelegt und zeigen deutliche Richtungsänderungen im Spurenverlauf sowie Auflösungstendenzen hin zur Einzelpillen-Ablage.

**Fig. 6.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Specimens composed of relatively large pellets. The fecal strings have been accumulated on the sediment surface. Note: sharp changes of direction and tendency to loose agglomeration.

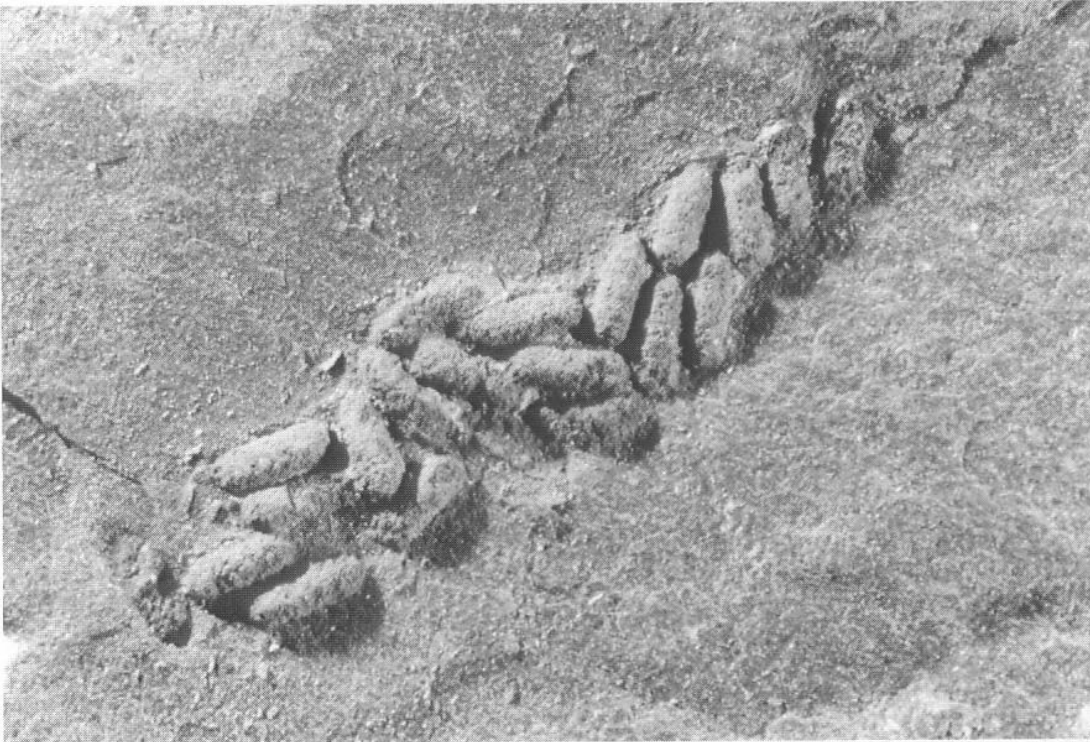
**a.** Untere Tonschiefer-Horizont, Kiesbert, Ebbe-Anticline (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 190),  $L_{\text{Pellet}} \sim 2.75-3.15 \text{ mm}$  - s. Tab. 1). Bildbreite entspricht/Photo width equals 15 mm.

**b.** Unterer Tonschiefer-Horizont, Kiesbert, Ebbe-Anticline (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 1184,  $L_{\text{Pellet}} \sim 2.70-2.90 \text{ mm}$  - s. Tab. 1). Bildbreite entspricht/photo width equals 15 mm.

Ob. Llanvirn; Bohrung Arkona 101/62, Rügen; (JAEGER 1967; ZAGORA 1997).

Polen: Llandeilo-Caradoc; Bohrungen Sarbinowo 1, Nowa Wies 1, Chojnice 5, Koszalin-Chojnice, W.-Pommern. (BEDNARCZYK 1974).





**Abb. 7.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Kotpillen-Schnur aus großen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 2.4-3.0$  mm) 1-lagig auf Schichtoberseite abgelegt. Unterer Tonschiefer-Horizont, Kiesbert / Ebbe-Sattel (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 31; Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 17 mm.

**Fig. 7.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

Unilayered fecal string, composed of large pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 2.4-3.0$  mm), accumulated on sediment surface. Unterer Tonschiefer-Horizont, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 31). Photo width equals 17 mm (for measures and dimensions see table 1).

Tschechien: Unteres und höheres Ordovizium (d1, d5 sensu BARRANDE); Zentral-Böhmen; BARRANDE 1872; RICHTER & RICHTER 1939a).

Oberordoviz, Zentral-Böhmen: Bohdalec Formation (Region Na strži), Králov Dvur Formation (Nové Butovice, Lejškov), Dobrotivá Formation (Černá stráň bei Plzenec); MIKULÁŠ 1988,1995,1998.

Belgien: Unt. Llanvirn, Huy Fm. in Sart-Bernard, Reg. Bande de Sambre-et-Meuse, (SERVAIS & MALETZ 1992).

Frankreich: Steiger- und Weiler Schiefer; Vogesen; (ROSS 1964; n.v.). *Calymene*-Schiefer und Knollenschiefer, Angers; Dép. Maine-et-Loire; HERMITE 1879 n.v., BUREAU 1900 n.v.). Tremadoc-Llandeilo, Montagne Noir, (THORAL 1935, cit. RADIG 1964).

Portugal: Unt. Llanvirn; Armorican Quarzite, Caecmes Fm; (ROMANO et al. 1986 n.v.). Tiefes Paläozoikum; Anticlinal de Valongo; (COUTO et al. 1997, n.v.)

Spanien: Llandeilo; Asturien sowie Montes de Toledo; N- bzw. Zentral-Spanien; fragliche Vorkommen (RADIG 1964).

### Überlegungen zur Entstehung von *Tomaculum*-Spuren

Wenn *Tomaculum*-Spuren im typischen Fall als langgezogene Pillen-Schnüre auf Schichtoberseiten vorliegen und diese Spuren an ihren Enden oder auch in mittleren Abschnitten in einzelne Pillen aufgelöst sind, ist ihre Deutung als epifaunale Kotpillen-Ablage unproblematisch, zumal keine mit ihnen in Zusammenhang stehenden Wühlgefüge beobachtet wurden. SCHÄFER (1953: 90-92) hat deshalb ein Kotablage-Verhalten des Erzeugertieres für wahrscheinlich gehalten, welches dem der Gastropoden ähnlich ist. Schneckenkot kann in Laich-artigen Bändern und Schnüren angeordnet sein, und zwar mit den für *Tomaculum* bezeichnenden Eigenschaften wie Zickzack-Verlauf, gelegentlicher Parallelanordnung der Pellets sowie tropfenartiger Auflösung der Schnur an ihren Enden. Weniger gut in dieses Bild

**Abb. 8.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

**a.** LM-Übersichtsaufnahme: Kotpillen-Schnur aus durchschnittlich großen Pellets ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.7-1.9$  mm), 1-lagig auf Schichtoberseite abgelegt. Starke Tendenz zur Auflösung der Spur in vereinzelt Pillen. Unterer Tonschiefer-Horizont, Unter-Llanvirn, Kiesbert / Ebbe-Sattel (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 40; Maße und Dimensionen s. Tab. 1). Die Bildbreite entspricht 21 mm.

**b.** Dasselbe Objekt, SEM-Ausschnittsaufnahme einer Pillen-Anhäufung. Die Bildbreite entspricht 5 mm.

**c.** Dasselbe Objekt, SEM-Detailaufnahme einer einzelnen Kotpille. Deutlicher Gefüge-Kontrast zwischen Pellet (mikrogranular) und umgebendem Sediment (Tonschiefer). Die Bildbreite entspricht 0.78 mm.

**Fig. 8.** *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902.

**a.** String of fecal pellets of average size ( $L_{\text{Pellet}} \sim 1.7-1.9$  mm), unilayered loosely disposed on the sediment surface. LM-overview. Unterer Tonschiefer-Horizont, Kiesbert, Ebbe-Anticline, Rhenish Massif, Germany (Coll. KOCH IMGP Gö 1081-S 40). Photo width equals 21 mm (for measures and dimensions see table 1).

**b.** Same specimen, SEM-magnification of a pellet cluster. Photo width equals 5 mm.

**c.** Same specimen, SEM-detail of single fecal pellet. Note: microgranular microtexture of the pellet in contrast to the sediment (black shale). Photo width equals 0.78 mm.

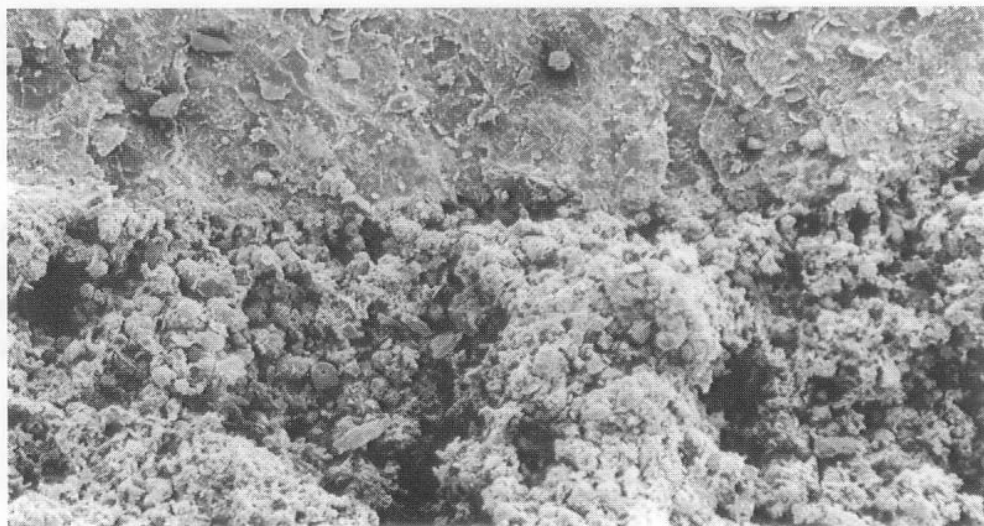
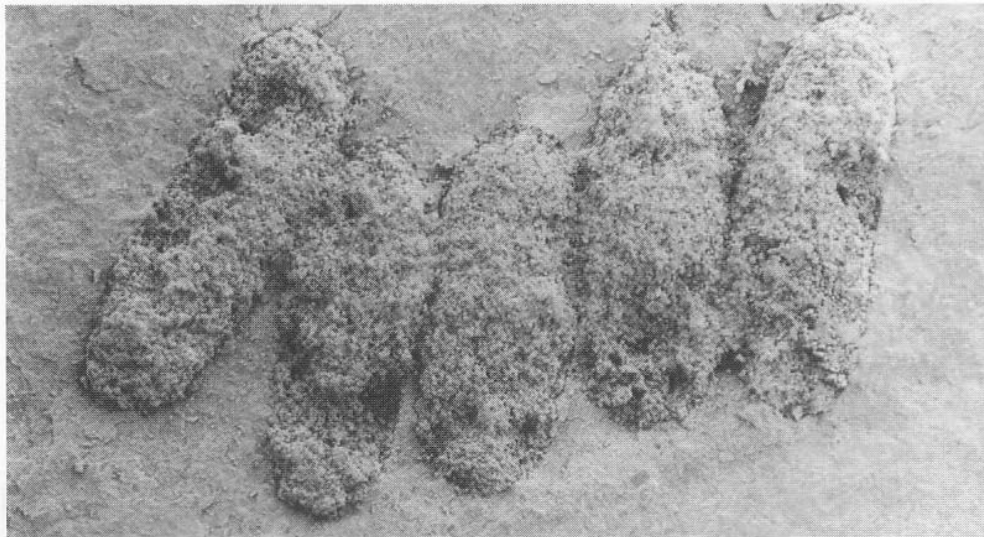
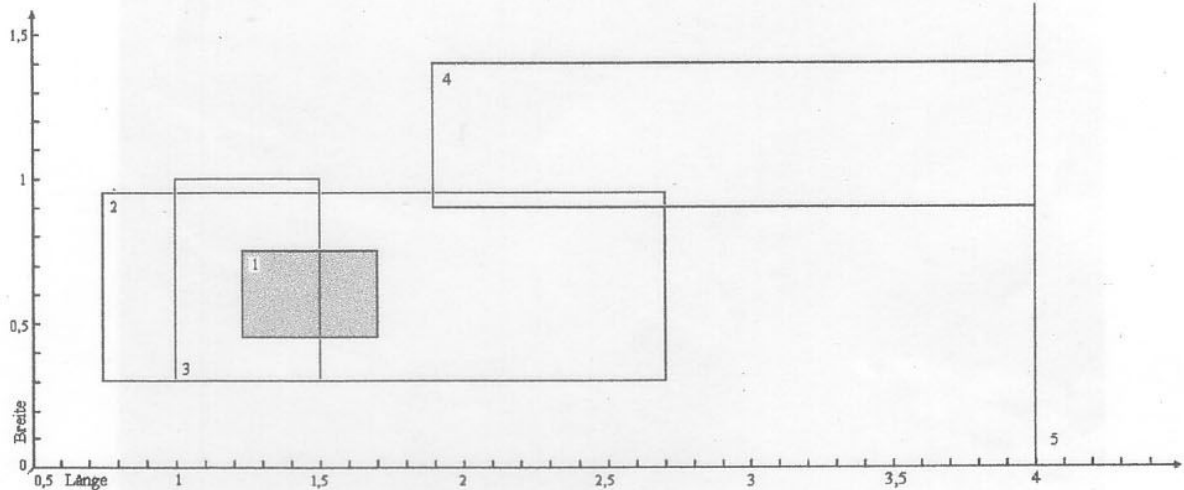


Abb. 8 (Legend see p. 346)



**Diagramm 1.** Größenspektrum von *Tomaculum*-Einzelpillen verschiedener Herkunft im Längen/Breiten-Diagramm.

- 1 *T. problematicum*, Material Malvern Hills (GROOM 1902)
- 2 *T. problematicum*, Material Ebbe-Sattel (diese Arbeit) - (this paper)
- 3 *T. problematicum*, Material Lake District (ORR 1996)
- 4 ?*T. problematicum*, Material Iberische Halbinsel (RADIG 1964)
- 5 non *Tomaculum*, Material West-Frankreich (PÉNEAU 1941)

Anmerkung: Zum Material PÉNEAU existieren keine Breiten-Angaben.

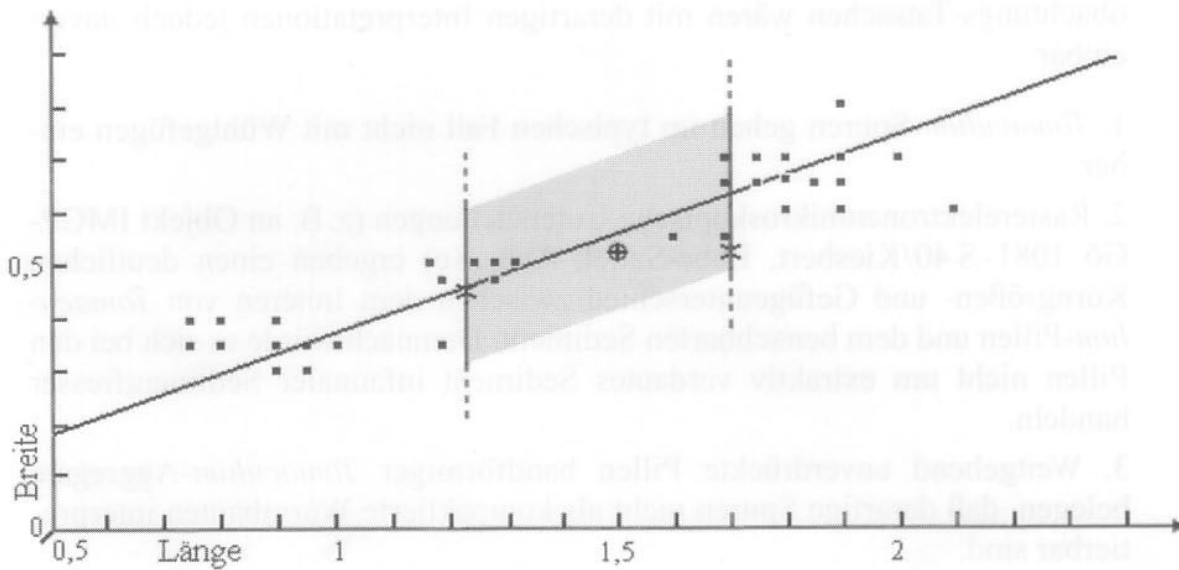
*T. problematicum* - Pellets von den Malvern Hills, der Ebbe-Region und dem Lake District sind größenähnlich und spezifisch zusammengehörig. Das iberische Material von RADIG (1964) fällt aus dem Rahmen und berührt das Größenspektrum der Kollektion von GROOM (1902) nicht, spezifische Zugehörigkeit zu *problematicum* ist unwahrscheinlich, generische Zugehörigkeit zu *Tomaculum* fraglich. Das Material PÉNEAU (1941) aus West-Frankreich gehört nicht zu *Tomaculum*.

**Diagr. 1.** Size spectrum of *Tomaculum* single pellets of different provenance, in a length/width diagram.

*T. problematicum* pellets from the Malvern Hills (1), the Ebbe-region, Rhenish Massif (2), and the Lake District (3) are similar in size and conspecific. RADIG's material from Iberia is quite different and incongruent in respect of the size spectrum of GROOM's type collection. Conspecificity is improbable, congenerity questionable. PÉNEAU's material is clearly outside of the *Tomaculum* spectrum.

Note: There is no information available on the width of PÉNEAU's material (5).





**Diagramm 2.** Einzelpillen von *Tomaculum problematicum* im Längen/Breiten-Diagramm.

Grau hinterlegt / shaded background: Material GROOM (1902), Malvern Hills.

⊕: Durchschnittswert der GROOM-Kollektion / average of GROOM's type collection.

■ Ebbe-Material, Rheinisches Schiefergebirge / Ebbe-Anticline, Rhenish Massif.

**Diagr. 2.** *Tomaculum problematicum* single pellets, plotted in a length/width diagram.

fügen sich Exemplare, die aus mehrlagiger Pillen-Packung in querschnitts-ovaler, wurstförmig gedrängter Anordnung bestehen. An ihnen könnte ein Interpretationsversuch ansetzen, die *Tomaculum*-Spuren auf die Tätigkeit endolithischer Würmer zurückzuführen, welche sedimentfressend und -verdauend granulare Ausscheidungsprodukte (sogenannte Rejaktamente) in ihre Grabgänge zurückstoßen und damit ihre Bauten rückwärtig verfüllen. Hierbei wäre besonders die Vorstellung einer schichtparallelen Grab- und Wühltätigkeit in geringer Tiefe unter dem Meeresboden erklärungskräftig, wenn die Grenzfläche Sediment/Wasser als von diesen Bauten streckenweise durchsetzt angenommen würde. Abwechselnd endo- und epifaunale Lebensweise eines hypothetischen wurmartigen Erzeugertieres wäre also gleichermaßen in Übereinstimmung mit der Vorstellung Gangfüllungs-artiger wie schnurförmiger Kotpillenansammlungen. Bandförmige *Tomaculum*-Spuren könnten überdies als kompaktierte Bauten gedeutet werden. Folgende Be-

obachtungs-Tatsachen wären mit derartigen Interpretationen jedoch unvereinbar:

1. *Tomaculum*-Spuren gehen im typischen Fall nicht mit Wühlgefügen einher.
2. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen (z. B. an Objekt IMGP-Gö 1081-S 40/Kiesbert, Ebbe-Sattel, Abb. 8c) ergeben einen deutlichen Korngrößen- und Gefügeunterschied zwischen dem Inneren von *Tomaculum*-Pillen und dem benachbarten Sediment. Demnach würde es sich bei den Pillen nicht um extraktiv verdautes Sediment infaunaler Sedimentfresser handeln.
3. Weitgehend unverdrückte Pillen bandförmiger *Tomaculum*-Aggregate belegen, daß derartige Spuren nicht als kompaktierte Wurmbauten interpretierbar sind.
4. SCHÄFER (1953: 87-88) konnte anhand der inneren Organisation rezenter Würmer zeigen, daß die „innere“ Peristaltik der Darm-Muskulatur, die für die Formung des Kotes zur Kotpille wie auch für das Koten selbst verantwortlich ist, aufgrund einer engen räumlichen Lagerung beider Bewegungs-Mechanismen (der inneren wie der äußeren) nicht zugleich mit der Lokomotions-Muskulatur in Funktion gebracht werden kann. Dies bedeutet übertragen auf *Tomaculum*, daß ein angenommenes wurmartiges Erzeugertier infaunal zwar Kotpillen in seine Bauten zurückstopfen, epifaunal aber nur Kotpillen - Haufen ablegen könnte (keine Schnüre und Bänder). Dieser aktualistische Erklärungsansatz ist allerdings nur bedingt günstig, weil typisches *Tomaculum* auf das Ordovizium beschränkt zu sein scheint und somit von einem rezenten Vertreter oder Analogon nicht unbedingt ausgegangen werden kann.

Im Ergebnis: Aufgrund der verfügbaren Beobachtungstatsachen ist *Tomaculum* als exkrementäres Produkt eines höheren, nicht wurmartigen epibenthischen Erzeugertieres anzusehen, welches seinen Kot in einer den Gastropoden ähnlichen Weise während seiner Kriechbewegung auf dem Meeresboden schnur- und bandförmig ablegte und dabei auch strangartige Aggregate produzierte. Da *Tomaculum*-Spuren auf das Ordovizium beschränkt blieben, ist ein direktes Rezent-Analogon wenig wahrscheinlich. Stratigraphisch jüngere Mitteilungen von sogenannten *Tomaculum*-Einzelpillen sind allesamt verbunden mit infaunalen Bauten und gehören nicht hierher.

## Composite und compound Ichnotaxa

Erstautor der Bezeichnung „composite“ und „compound trace fossils“ ist PICKERILL (1994), gefolgt von PICKERILL & NARBONNE (1995: 63; vgl. BROMLEY 1996: 159, 177). Ein „composite specimen“ wäre demnach ein Spurenfossil, welches zwei verschiedene, d.h. diskrete Ichnotaxa enthält. Diese können biologisch beziehungslos zueinander sein, z. B. einen einzigen Bau nacheinander bewohnen. Sie können aber auch in einer mutualistischen Beziehung zueinander stehen. Ein „compound specimen“ läge demgegenüber dann vor, wenn nur ein Spuren-Erzeuger aufgrund von Verhaltensänderungen in lateraler Kontinuität unterschiedliche Spurenbilder verursacht, die als zusammenhängender Komplex abschnittsweise unter verschiedenen Ichnotaxa klassifizierbar sind. Das Ichnotaxon, welches > 50 % der Spur ausmacht, wäre hier erstrangig zu nennen. „Compound *Planolites* and *Alcyonidiopsis* burrow“ würde bedeuten, daß eine zusammenhängende, von einem einzigen Erzeugertier verursachte Spur zu mehr als der Hälfte den Charakter von *Planolites* NICHOLSON und zum geringeren Teil abschnittsweise den Charakter von *Alcyonidiopsis* MASSALONGO repräsentiert.

Im kompositen Fall wäre die Heterogenität der Spur also durch unterschiedliche Verursacher bedingt, im compound-Fall durch Verhaltensänderung eines einzigen Erzeugertieres. Beiden Fällen gemeinsam ist die Tatsache, daß die beteiligten Taxa von ihren Erstautoren als unverbundene bzw. nicht komposite Spuren angetroffen und beschrieben wurden. PICKERILL & NARBONNE (1995: 65) benennen als weitere Variante den Fall, daß ein Ichnogenus per Definition („by definition“) eine komposite Natur hat und führen als Beispiel *Alcyonidiopsis* MASSALONGO an. Allen drei Fällen (compound specimen, composite specimen, composite specimen by definition) ist entgegenzuhalten, daß sie weder den ortho- noch den parataxonomischen Leitinteressen der Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur (IRZN) folgen. Für Teile von tierischen Lebewesen, deren Gesamtorganisation unbekannt ist, sind Parataxa gebräuchlich, die aber wie Orthotaxa behandelt werden. Wird der übergeordnete Organismus erkannt, erhöht sich der parataxonomie Status auf orthotaxonomes Niveau unter Ausweitung der Diagnose. Ggfs. gerät ein umfassenderer jüngerer Name in (Teil-)Synonymie zu einem parataxonomem älteren Namen (oder umgekehrt), der dann gemäß Prioritätsgebot zu verwenden ist. Die Parataxonomie innerhalb der IRZN hat also stets nur vorläufigen Charakter und ihre Taxa unterstehen aus gutem Grund denselben Regeln wie die Orthotaxa. Dieses hohe nomenklatorische Interesse, jeden Namen eindeutig und unter Berücksichtigung der Beschreibungspriorität auf nur ein Taxon zu beziehen, wird vom compound/composite-Konzept aus pragmatischem Grund verlassen: das einem Spurenfossil zugrunde liegende Erzeugertier bleibt zumeist unbe-

kannt und die Merkmalsqualität ist relativ unscharf. Wenn man, wie dies gegenwärtig in der Ichnologie der Fall ist, anstelle einer informell-lithologischen Bezeichnungsweise dennoch eine biologische (d.h. IRZN-regelkonforme) Nomenklatur verfolgt, geschieht dies aus dem Grund, daß eine biologisch orientierte Betrachtungsweise auf diesem Gebiet leistungsfähiger ist. Eine pragmatisch ausgerichtete Verschränkung von IRZN-nomenklatorischer mit informeller Bezeichnungspraxis (hier: composite/compound concept) erscheint problematisch und soll aufgrund der folgenden allgemeinen und konkreten Überlegungen hier nicht gestützt werden:

1. IRZN-Taxa können nicht miteinander verbunden werden und dennoch gleichberechtigt nebeneinander fortbestehen. Dies kommt einem erkenntnistheoretischen à priori - Verzicht auf biologische Klärung gleich.

2. IRZN-Taxa sollen nicht subjektiv und ohne Sachgrund umgedeutet werden. Im angeblich kompositen Falle von *Alcyonidiopsis* MASSALONGO - *Tomaculum* GROOM (siehe PICKERILL & NARBONNE) gehört die granulare Beschaffenheit zwar zum originären Merkmalssatz von *Alcyonidiopsis* MASSAL. Dies bedeutet jedoch nicht, daß der Erstautor eine komposite Beschaffenheit beschrieb oder abbildete. Das Gegenteil ist der Fall (MASSALONGO 1856: 45-49, Tav. VII:2): Auf der Originalabbildung tritt eine median-bilaterale Scheitelung der Granulae deutlich hervor, wodurch eine Zugehörigkeit zum Gesamtobjekt dargestellt wird und somit die Bedingung für „composite trace fossils“ (mindestens zwei distinkte Erzeugertiere) nicht gegeben ist. Der Umriß der Granulae entspricht nicht dem von *Tomaculum*-Pellets und das Genus *Tomaculum* GROOM steht für eine bestimmte Pillenform und zugleich für ein besonderes epifaunales Ablage-Verhalten (vgl. S. 336).

3. Eine definitionsgerechte Unterscheidung von „composite“ und „compound taxa“ ist im Einzelfall nicht sicher möglich. Wiederum am Beispiel von *Alcyonidiopsis* aus der Lévis Fm. Kanadas (PICKERILL & NARBONNE 1995: 65) wird deutlich, wie aufgrund abiologisch-pragmatischer Betrachtungsweise die Möglichkeit der *Alcyonidiopsis*-Granulae als rejaktamentöse Füllkörper eines grabenden und sedimentverdauenden Wurmes offenbar nicht gesehen wird. Im Rahmen einer solchen biologisch erklärungskräftigen Deutung wäre aber die Bezeichnung als „composite trace fossil“ unzulässig, weil nicht von mehr als einem distinkten Erzeugertier ausgegangen werden könnte. Auch unter „compound trace fossil“ wäre die Spur nicht klassifizierbar, weil die geforderte laterale Veränderung nicht vorliegt.

Im vorliegenden Fall wird also deutlich, wie problematisch eine hauptsächlich auf die Form und weniger auf die Genese abstellende Ichno-Klassifikation sein kann, die bemüht ist, heterogene Spuren pragmatisch aus „Baustein-Genera“ gewissermaßen zusammenzusetzen.



## Dank

Für hilfreiche Diskussionen und Mitteilungen danken wir Dr. J. C. GUTIÉRREZ-MARCO (Madrid), Prof. Dr. C. BRAUCKMANN (Clausthal-Zellerfeld), U. LEMKE (Wetter/Ruhr), Prof. Dr. G. K. B. ALBERTI (Großhansdorf) und Dr. R. SCHALLREUTER (Hamburg). Bei der Literaturbeschaffung waren behilflich: Prof. Dr. E. VOIGT (Hamburg), Prof. Dr. M. J. BENTON (Bristol), Dr. F. LANGENSTRASSEN (Göttingen) und Dr. R. K. PICKERILL (Fredericton). W. DONTENWILL (Hamburg) korrigierte das Englisch.

## Literatur

- ANDREWS, H. N., JR. (1955): Index of generic names of fossil plants, 1820-1950. – U.S. Geol. Survey, Bull., **1013**: 1-262; Washington.
- BARRANDE, J. (1872): Système Silurien du Centre de la Bohême. I. Recherches Paléontologiques. Suppl. au Vol. 1: Trilobites, Crustacés divers et Poissons. – I-XXX + 1-647, 35 Taf.; Prague, Paris.
- BEDNARCZYK, W. (1974): The Ordovician in the Koszalin-Chojnice region (Western Pomerania). – Acta Geol. Polon., **24**: 581-589. [cit. MALETZ 2000].
- BEYER, K. (1941 a): Das Auftreten von *Tomaculum problematicum* GROOM im Ebbesattel und die Bedeutung der Kotpillen-Schnur für die Gliederung des sauerländischen Ordoviciums. – Jb. Reichsstelle Bodenforsch., **61**: 198-221, Abb. 1-6; Berlin.
- (1941 b): Die Gliederung des Ordoviciums im Kern des Remscheider Sattels. – Jb. Reichsstelle Bodenforsch., **61**: 254-266, Abb. 1; Berlin.
- (1943): Neue Fundpunkte von *Tomaculum problematicum* GROOM im Ordoviciium des Sauerlandes. – Jb. Reichsstelle Bodenforsch., **63**: 124-133, 1 Tab., 3 Taf.; Berlin.
- BENTON, M. J. & HISCOCK, C. 1996. Lower Silurian trace fossils and the Eocoelia community in the Tortworth Inlier, SW England. – Proc. Geol. Assoc., **107** (3): 199-208; London.
- BENTON, M. J. & TREWIN, N. H. (1978): Discussion and comments on Nicholson's 1872 manuscript "Contributions to the study of the errant annelides of the older Palaeozoic rocks". – Publ. Dep. Geol. and Mineral.; Univ. Aberdeen, **1**: 1-16, 3 Pl.; Aberdeen.
- BOSCHENIN, J. (1983): Neue Beobachtungen im Ordovizium des nordöstlichen Vennsattes. – Aufschluss, **34**: 181-188, 8 Abb.; Heidelberg.
- BROMLEY, R. G. (1996): Trace Fossils. – 2. Aufl.: I-X, 1-361; London. [Chapman & Hall]
- BUREAU, L. (1900): Notice sur la Géologie de la Loire-Inférieure. – S. 81. Nantes. [cit. PÉNEAU 1941].
- CHAMBERLAIN, C. K. (1977): Ordovician and Devonian trace fossils from Nevada. – Bull. Nevada Bureau of Mines and Geol., **90**: 1-24. [cit. CHAMBERLAIN 1979]
- (1979): Trace-Fossil Biofacies in the Lower and Middle Paleozoic of Central Nevada. – Brigham Young Univ., Geol. Stud., **26** (1): 9-19, 6 Fig., 2 Tab., Appendix; Separatum, ohne Ort.

- COUTO, H., PIÇARRA, J. M. & GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. (1997): El Paleozóico del Anticlinal de Valongo (Portugal). In: A. GRANDAL D'ANGLADE, J. C. GUTIÉRREZ-MARCO y L. SANTOS FIDALGO (Eds.): XIII Jornadas de Paleontología "fósiles de Galicia" y V Reunión International Proyecto 351 PICG "Paleozoico Inferior del Noroeste de Gondwana", A Coruna, 1997, Libro de Resúmenes y Excursiones: 270-290. Soc. Paleont., Madrid.
- EISERHARDT, K.-H. HEYCKENDORF, K. & THOMBANSEN, E. (1981): Zur Stratigraphie und Tektonik des Nördlichen Ebbe-Teilsattels (Sauerland, Rheinisches Schiefergebirge). – Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, **50**: 199-238, Taf. 1-4, Abb. 1-11, Tab. 1-3; Hamburg.
- EISERHARDT, K.-H., KOCH, L. & MALETZ, J. (2001): Nördliches Rheinisches Schiefergebirge. – In: Stratigraphische Kommission Deutschlands (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland II. Ordovizium, Kambrium, Vendium, Riphäikum. Teil III. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg [im Druck].
- EKDALE, A. A., BROMLEY, R. G. & PEMBERTON, S. G. (1984): Ichnology. The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. – Soc. of Econ. Paleont. Mineral., Short Course **15**: 1-317; Tulsa.
- GEYER, O. F. (1973): Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde. **1**: Paläontologische Grundlagen I. Das Geologische Profil. Stratigraphie und Geochronologie. – 1-279, 166 Abb., 7 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GÓMEZ DE LLARENA, J. (1946): Revision de algunos, datos paleontológicos del flysch cretáceo y numulítico de Gulpúzcoa. – Notas y Comun. Inst. Geol. Min. España, **15**: 109-165, Taf. I-VIII, 5 Abb; Madrid.
- GROOM, T. (1902): The sequence of the Cambrian and associated beds of the Malvern Hills. – Quart. J. Geol. Soc. London, **58**: 89-149; London.
- HÄNTZSCHEL, W. (1962): Trace fossils and Problematica. – In: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, part **W** Miscellanea: W177-245, 149 Fig.; Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- (1965): Vestigia invertebratorum et problematica. – Fossilium Catalogus **I**: Animalia Pars **108**: 1-142; s'Gravenhage (W. Junk)
- (1975): Miscellanea, Trace fossils and problematica. – In: TEICHERT, C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology; part **W**, Supplement 1 - Miscellanea: I-XXI, W 1-269, 110 Fig.; Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- HÄNTZSCHEL, W., EL-BAZ, F. & AMSTUTZ, G. C. (1968): Coprolites, an annotated bibliography. – Geol. Soc. Amer., Mem., **108**: VII + 132; Boulder/Colorado.
- HERMITE, H. (1879): Étude préliminaire du terrain silurien des environs d'Angers. – Bull. Soc. géol. France, (3), **6** (1877-78): 531-543, 1 Abb.; Paris.
- HERTWECK, G. (1972): Walter Häntzschel †. – Paläont. Z., **46** (3/4): 105-112; Stuttgart.
- HOFMANN, H. J. (1972): Systematically branching burrows from the Lower Ordovician (Quebec Group) near Quebec, Canada. – Paläont. Z., **46** (3/4): 186-198; Stuttgart.
- JAEGER, H. (1967): Ordoviz auf Rügen, Datierung und Vergleich mit anderen Gebieten (Vorläufige Mitteilung). – Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A: Geol. Paläont., **12** (1/2): 165-176; Berlin.

- KOCH, L. (1995): Das Prädevon des Ebbe-Sattels. – In: WEIDERT, W. K. (Hrsg.): Klassische Fundstellen der Paläontologie, Bd III. – 15-26, 22 unnum. Abb.; Korb. (Goldschneck-Verlag)
- (1999): Die Familie Cyclopygidae (Trilobita) im Ordovizium des Ebbe- und Remscheider Sattels (Rheinisches Schiefergebirge, Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **213** (3): 375-431. Abb. 1-15, Tab. 1-3; Stuttgart.
- KOCH, L. & LEMKE, U. (1995): Trilobiten aus dem Unteren Tonschiefer (Unteres Llanvirn, Ordovizium) von Kiesbert (Ebbe-Sattel, Rheinisches Schiefergebirge). Teil 1. – Geol. Paläont. Westf., **39**: 15-55, Abb. 1-11, Tab. 1-2., Taf. 1-4; Münster.
- KOCH, L., LEMKE, U. & BRAUCKMANN, C. (1990): Vom Ordovizium bis zum Devon: Die fossile Welt des Ebbe-Gebirges. – 198 S., Taf. 1-26, Farb-Taf. 1-4, Abb. 1-87, Tab. 1-3; Hagen. (v. d. Linnepe).
- KRAUS, O. (2000): Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur: Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur (4. Auflage) - offizieller deutscher Text. – Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF) **34**: 1-232; Hamburg.
- LESZCZYNSKI, S. (1996): Origin of lithological variation in the sequence of the Sub-Menilite Globigerina Marl at Znamierowice (Eocene-Oligocene transition, Polish Outer Carpathians). – Ann. Soc. Geol. Polon., **66**: 245-267; Kraków.
- MALETZ, J. (2000): Review of the Ordovician biostratigraphy of the Herscheid Schichten (Rheinisches Schiefergebirge, Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **218** (1/2): 45-60, Abb. 1-2, Stuttgart.
- MASSALONGO, A. (1856): Studii Palaeontologici. – 53 S.; Verona. (Antonelli).
- MAYER, G. (1952): Neue Lebensspuren aus dem Unteren Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) von Wiesloch. *Coprulus oblongus* n.sp. und *C. sphaeroideus* n.sp., – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1952**: 376-379, 3 Abb.; Stuttgart.
- (1954a): Neue Beobachtungen an Lebensspuren aus dem Unteren Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) von Wiesloch. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **99**: 223-229, Taf. 14-18; Stuttgart.
- (1954b): Fraßspuren oder Kotpillenabdrücke? – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1954**: 426-429, 2 Abb.; Stuttgart.
- (1955): Kotpillen als Füllmasse in Hoernesien und weitere Kotpillenvorkommen im Kraichgauer Hauptmuschelkalk. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1955**: 531-535, 6 Abb., Stuttgart.
- (1958): Rhizocorallien mit Wandkörperchen. – Aufschluß, **9** (12): 314-316, Abb. 1-2; Göttingen.
- (1965): Über einige Lebensspuren aus dem Muschelkalk. – Aufschluß, **16**: 57-60, Abb. 1-7, Göttingen.
- MIKULÁŠ, R. (1988): Assemblages of trace fossils in the “Polyteichus facies” of the Bohdalec Formation (Upper Ordovician, Bohemia). – Věst. Ústr. Úěst. geol., **63**: 23-33; Praha.
- (1989): Trace fossils from the Upper Ordovician pelitic sediments of Bohemia. – Acta Univ. Carol., Geol.; **1988** (3): 343-363; Praha.
- (1995): New finds of trace fossils from the Bohdalec and Králův Dvůr Formations (Late Ordovician, Barrandian area, Czech Republic). – J. Czech Geol. Soc., **39** (4): 303-312; Praha.

- MIKULÁŠ, R. (1998a): Ordovician of the Barrandian area; reconstruction of the sedimentary basin, its benthic communities and ichnoassemblages. – J. Czech Geol. Soc. Čas. České Geologické Společnosti, **43** (3): 143-159, illus. incl. 1 charts, 43 ref., Prague.
- NICHOLSON, H. A. (1978): Contributions to the study of errant annelides of the older Palaeozoic rocks. – Univ. Aberdeen Dep. Geol. Mineral., Publ., **1**: 17-47; 7 Fig., Pl. I-IV; Aberdeen. [in: BENTON & TREWIN (1978): Discussion and Comments...]
- ORR, P. J. (1996): The ichnofauna of the Skiddaw Group (early Ordovician) of the Lake District, England. – Geol. Mag., **133** (2): 193-216, Abb. 1-10, Tab. 1, Cambridge.
- ORR, P. J., BENTON, M. & TREWIN, N. H. (1996): Deep marine trace fossil assemblage from the Lower Carboniferous of Menorca, Balearic Islands, western Mediterranean. – Geol. J., **31**: 235-258; Liverpool.
- PÉNEAU, J. (1941): Die Anwesenheit von *Tomaculum problematicum* im Ordoviciem West-Frankreichs. – Senckenbergiana, **23** (1/3): 127-132, 13 Abb.; Frankfurt/M.
- PICKERILL, R. K. (1994): Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: The Palaeobiology of Trace Fossils (Hrsg. S. K. DONOVAN): 3-42; Chichester. [Wiley]
- PICKERILL, R. K., FYFFE, L. R. & FORBES, W. H. (1987): Late Ordovician - early Silurian trace fossils from the Matapedia Group, Tobique River, western New Brunswick, Canada. – Marine Sediments and Atlantic Geology, **23**: 77-88; o. O.
- PICKERILL, R. K. & NARBONNE, G. M. (1995): Composite and compound ichnotaxa: a case example from the Ordovician of Québec, eastern Canada. – Ichnos, **4**: 53-69; Reading, Mass.
- POMEL, A. (1849): Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. – Vers. Deutsch. Naturforsch. Aerzte, Ber., **25** (Sept. 1847): 332-54; Aachen.
- RADIG, F. (1964): Die Lebensspur *Tomaculum problematicum* GROOM 1902 im Llandeilo der Iberischen Halbinsel. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **119** (1): 12-18, Taf. 5, 2 Abb.; Stuttgart.
- RICHTER, R. & RICHTER, E. (1939a): Eine Lebens-Spur (*Syncoprulus pharmaceus*), gemeinsam dem rheinischen und böhmischen Ordoviciem. – Senckenbergiana, **21**: 152-167, Abb. 1-8; Frankfurt a. M.
- (1939b): Die Kot-Schnur *Tomaculum* GROOM (= *Syncoprulus* RUD. & E. RICHTER), ähnliche Scheitel-Platten und beider stratigraphische Bedeutung. – Senckenbergiana, **21**: 278-291, 5 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1941): Das stratigraphische Verhalten von *Tomaculum* als Beispiel für die Bedeutung von Lebensspuren. – Senckenbergiana, **23**: 123-126, 5 Abb.; Frankfurt/M.
- ROMANO, M., BRENCHLEY, P. J. & MCDUGALL, N. D. (1986): New information concerning the age of the beds immediately overlying the Armorican Quartzite in Central Portugal. – Géobios, **19** (4): 421-433, 4 Abb., 1 Taf.; Lyon.
- ROSS, H. P. (1964): Fossilpunkte in den Steiger und Weiler Schiefern (Vogesen). – Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, II. Math.-phys. Kl. **3**: 37-43. [cit. SERVAIS & MALETZ 1992]



- SCHALLREUTER, R. & KOCH, L. (1999): Ostrakoden aus dem Unteren Llanvirn (Ordoviz) von Kiesbert (Ebbe-Sattel, Rheinisches Schiefergebirge). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1999** (8): 477-489, Abb.1-4, Tab. 1; Stuttgart.
- SCHÄFER, W. (1953): Zur Unterscheidung gleichförmiger Kot-Pillen meerescher Evertibraten. – *Senckenbergiana*, **34** (1/3): 81-93, 6 Abb.; Frankfurt/M.
- SCHMIDT, W. & ZIEGLER, W. (1970): Ordovizium. In: ZIEGLER, W. (Hrsg.). Geologische Karte von Nordrhein-Westfalen 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 4713 Plettenberg. – 2. Aufl.: 23-33; Krefeld (Geol. Landesamt Nordrhein-Westfalen).
- SERVAIS, T. & MALETZ, J. (1992): Lower Llanvirn (Ordovician) graptolites and acritarchs from the "Assise de Huy", Bande de Sambre-et-Meuse, Belgium. – *Ann. Soc. Géol. Belg.*, **115** (1): 265-285, Abb. 1-6, Taf. 1-3; Liège.
- STUBBLEFIELD, C. J. & BULMAN, O. M. B. (1927): The Shinton Shales of the Wreckin District: with Notes to their Development in other parts of Shropshire and Herefordshire. – *Quart. J. geol. Soc. London*, **83**: 96-146; London.
- THORAL, M. (1935a): Contribution à l'étude paléontologique inférieure de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire. – 362 S., 35 Taf.; Montpellier. (Impr. de la Charité) [non vidi]
- (1935b): Contribution à l'étude géologique des Monts de Lacune et des terrains cambriens et ordoviciens de la Montagne Noire. – *Bull. Serv. Carte géol. France*, **38**: 319-637, Paris et Liège.
- VOLK, M. (1941): Die Lebensspur *Tomaculum problematicum* GROOM auch im Griffelschiefer des Thüringer Ordoviziums. – *Senckenbergiana*, **23** (1/3): 123-126, 5 Abb.; Frankfurt/M.
- (1964): Die Spurengemeinschaften im Paläozoikum am Schwarzburger Sattel (Thüringen). – *Abh. Deutsch. Akad. Wiss., Kl. Bergbau, Hüttenw. Montangeol.*, **2**: 163-179; Berlin.
- TUNIS, G. & UCHMAN, A. (1996): Ichnology of the Eocene flysch deposits in the Istria peninsula, Croatia and Slovenia. – *Ichnos.*, **5**: 1-22; Reading, Mass.
- ZAGORA, I. (1997): Tiefwasser-Lebensspuren aus dem Ordovizium der Insel Rügen (NE Deutschland). – *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **203** (3): 351-368, Abb. 1-6; Stuttgart.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 27. November 2000.

Zum Druck angenommen am 5. Dezember 2000.

#### **Anschriften der Verfasser:**

Dr. KLAUS-H. EISERHARDT, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Bundesstraße 55 (Geomatikum), D-20146 Hamburg,

E-Mail: fg9a062@geowiss.uni-hamburg.de

LUTZ KOCH, Heinrich-Heine-Straße 5, D-58256 Ennepetal,

E-Mail: L-Koch@t-online.de

WOLF L. EISERHARDT, Am Bronzehügel 86, D-22399 Hamburg,

E-Mail: Eiserhardt@gmx.de