

Bojen-Seelilien (Scyphocrinitidae, Echinodermata) in neu-datierten Schichten vom oberen Silur bis untersten Devon Südost-Marokkos

Buoy crinoids (Scyphocrinitidae, Echinodermata) in newly dated Upper Silurian to lowermost Devonian strata of SE Morocco

Reimund Haude^{1,3} *; Maria G. Corrigan²; Carlo Corradini² & Otto H. Walliser^{†1}

¹Abt. Geobiologie, Geowissenschaftliches Zentrum, Georg-August-Universität Göttingen, Goldschmidtstr. 3, 37077 Göttingen; Email: rhaude@gwdg.de

²Dipartimento di Scienze Chimiche e Geologiche, Università di Cagliari, via Trentino 51, 09129 Cagliari, Italien; Emails: maria.corrigan@unica.it & corradin@unica.it

³Geowissenschaftliches Museum, Georg-August-Universität Göttingen, Goldschmidtstr. 1-5, 37077 Göttingen

* corresponding author

Göttingen
Contributions to
Geosciences
www.gzg.uni-goettingen.de

77: 129-145, 13 figs. 2014

In den Alaunschiefern des hohen Silurs – untersten Devons im Tafilalet-Gebiet von SE-Marokko sind mehrere Bänke und linsenförmige Lagen aus Massen von oft sehr gut erhaltenen Scyphocrinoiden eingeschaltet. Diese zu der Zeit weltweit verbreiteten großen Crinoiden hatten durch Umwandlung ihrer normalerweise als Verankerungsorgan dienenden Wurzel in eine gekammerte Schwimmboje („Lobolith“) das Plankton-reiche Oberflächenwasser als neuen Lebensraum gewonnen. Die lagigen Massenvorkommen entstanden wahrscheinlich durch gelegentliche Sturmweather-Ereignisse, bei denen viele Bojenwurzeln abgerissen wurden, so dass Kolonie-artige, wohl durch lange Algen miteinander verbundene Ansammlungen dieser Tiere ihren Gesamt-Auftrieb verloren und in ein eutrophiertes H₂S-reiches Milieu am Meeresboden absanken, wo sie oft in sehr guter Erhaltung fossilisierten. Obwohl sich im oberen Silur mehrere Scyphocrinoiden-Arten entwickelt hatten, bestehen die „Kolonien“ jeweils nur aus einer Art. Die Conodonten-stratigraphische Untersuchung von drei Profilen in SE-Marokko zeigt, dass im oberen Silur zunächst nur Formen mit einem bautechnisch ursprünglicheren Cirren-Lobolithen vorkommen (*Scyphocrinites* und *Carolicrinus*); im höheren Bereich der Unteren *detortus*- und v. a. in der Oberen *detortus*-Conodonten-Zone kommen Lagen mit Scyphocrinoiden hinzu, die einen deutlich verbesserten Platten-Lobolithen entwickelt hatten: Arten von *Marboumacrinus* und/oder *Camarocrinus*, die dann im untersten Devon (*hesperius*-Zone) als alleinige und letzte Vertreter dieser Crinoidengruppe nachzuweisen sind.

Stratigraphical occurrence and biology of the large pelagic scyphocrinoids (with their biostratinomically always separated buoy-like bulbous root, the lobolith) are investigated in three sections of the S–D boundary layers in the Tafilalet region. These successions of Pridoli–lower Lochkovian alum shales with several scyphocrinoid beds with crowns, stems and loboliths can be divided into four conodont zones. First scyphocrinoids appear in the *eosteinbornensis* s. l. Zone: species of *Scyphocrinites* and *Carolicrinus* in separate beds, both exclusively being associated (and, hence, to be anatomically combined) with the biotechnically relatively primitive type of buoy, the “cirrus lobolith“.

In the Lower and Upper *detortus* Zones, such beds alternate with layers of species of either *Marboumacrinus*, or *Camarocrinus*, both exclusively being associated (and thus, anatomically to be combined) with the biotechnically improved buoy, the “plate lobolith“. Only a species of one of the latter passed into the *hesperius* Zone of the lowermost Lochkovian. The floating large crinoids profited as filter feeders from a highly increased contemporary microplankton productivity in the surface waters, thus, attaining considerable size, high reproductivity and wide distribution in the palaeoceans, forming colony-like aggregations, which enlarged by closely settling and developing juveniles. By occasional heavy weather events many loboliths in possibly with large algae entangled monospecific scyphocrinoid “colonies“ were broken off, which thus lost their joint buoyancy and submerged into a eutrophic bottom facies.

Received: 10 July 2013

Fachgebiet: Paläontologie, Stratigraphie **Subject Areas:** Palaeontology, stratigraphy

Accepted: 25 January 2014

Schlüsselwörter: Echinodermata, Scyphocrinoiden, Lobolithen, Silur, Marokko **Keywords:** Echinodermata, scyphocrinoids, loboliths, Silurian, Morocco

Einleitung

Bei den in obersilurischen bis tief-unterdevonischen, fast weltweit nachgewiesenen, großen Scyphocrinoiden (Crinoidea, Echinodermata) ist die ursprüngliche Verankerungsstruktur (Wurzel) am Stielende in eine gekammerte gashaltige Schwimmboje umgewandelt. An diesem sog. Lobolith hängend lebten sie an der Wasseroberfläche – also in inverser Stellung – und erreichten so, ohne einschränkende Faziesgrenzen, in den Paläo-Ozeanen jener Zeit ihre weite Verbreitung. Nach dem fast weltweiten Vorkommen der Scyphocrinoiden (siehe z. B. Waagen & Jahn 1899; Schuchert 1904; Reed 1906, 1917; Springer 1917; Yakovlev 1953; Alleman 1958; Hollard 1962; Jaeger 1962; Legrand 1962; Prokop & Petr 1987; Chen & Yao 1990; Hess 1999) müssen in dem betreffenden Zeitraum im Oberflächenwasser für dort filtrierend lebende Tiere optimale Bedingungen geherrscht haben. Die Scyphocrinoiden erreichten so eine beträchtliche Größe mit Stielen von mehreren Metern Länge und Lobolithen von bis zu 30 cm Durchmesser (Hess 2010). Außerdem dürfte die Reproduktionsrate hoch gewesen sein (Haude 1972, 1992; Prokop & Petr 2001). Auch bei bester Erhaltung von Kronen, Stielen und Lobolithen wurden nie komplette Fossilien gefunden. Vielfach kommen exzellent erhaltene Kronen mit Stielteilen lagenweise, die Lobolithen oft bankbildend vor. Offenbar sind große Kolonie-artige Ansammlungen von Scyphocrinoiden nach Verlust ihrer Lobolithen-Bojen abgesunken, während die Lobolithen nekroplanktonisch weiterdrifteten und schließlich an anderer Stelle sedimentierten bzw. biostratinomisch angereichert wurden (Haude et al. 1994).

Andererseits zeigen die Vorkommen von Scyphocrinoiden-Lagen in z. T. bituminösen Alaun-/Graptolithenschiefern, dass durch den Planktonreichtum mit einem hohen Maß an absinkender organischer Substanz tiefere Wasserbereiche eutrophierten, so dass Bodenleben sehr eingeschränkt war oder unmöglich wurde. Dieses konservierende Bodenmilieu verhinderte auch weitgehend den gewöhnlich schnellen Zerfall der hochgliederten Crinoidenskelette. So waren die Scyphocrinoiden einerseits

durch Evolution der Bojenwurzel dem Bodenleben entzogen, täuschten andererseits als gut erhaltene Fossilien und besondere biostratinomische Befunde der Lobolithen ein solches aber vor (s. Springer 1917, der Lobolithen als Anpassung der Wurzel an weiches Sediment begründete).

Wegen der weiten Verbreitung der Scyphocrinoiden waren Funde der meist gut identifizierbaren Skeletteile – und damit der Nachweis eines „*Scyphocrinites*-Horizonts“ – ein wichtiges stratigraphisches Kriterium für den Grenzbereich Silur–Devon (z. B. Beyer 1952; Jaeger 1962; Hollard 1977). Mit dem Nachweis von zwei deutlich verschiedenen Bautypen von Lobolithen, die in Spanien, Deutschland und China stets in verschiedenen Schichten und dort in charakteristischen Assoziationen mit jeweils nur einem Kronen-Taxon gefunden worden waren, schienen Formen mit dem bautechnisch „primitiveren“ Cirren-Lobolith auf das Silur, solche mit optimiertem Platten-Lobolith auf das Devon beschränkt zu sein (Haude 1972, 1989, 1992; Jahnke & Shi 1989). Inzwischen hatten aber Prokop & Petr (1986, 1987) nachgewiesen, dass auch der Platten-Lobolith bereits im Silur entwickelt war. Außerdem sollten nach Beobachtungen dieser Autoren in Tschechien beide Lobolithen-Typen auch zusammen, in der gleichen Schicht, vorkommen (Prokop & Petr 1986: 207, 1994: 31: “presence of both lobolith types in all stratigraphical levels in the Silurian-Devonian boundary beds” ... “also in the lowermost levels“), so dass eine systematische Zuordnung dieser Skeletteile grundsätzlich nicht möglich wäre.

Zu einer Prüfung der widersprüchlichen Befunde boten sich die Scyphocrinoiden-Vorkommen in Nord-Afrika an, wo seit langem mehrere weit im Gelände zu verfolgende Lagen dieser Crinoiden bekannt waren (in Abfolgen, die z. B. Hollard 1977 als “scyphocrinitid layer” bzw. „*Scyphocrinites*-Schicht“ bezeichnete), von denen nur einzelne lokale Vorkommen systematisch bearbeitet worden sind (Alleman 1958; Prokop & Petr 1987).

Im Tafilalet-Gebiet (SE-Marokko) wurden deshalb drei Profile mit jeweils mehreren Scyphocrinoiden-Lagen bearbeitet und zunächst nur teilweise und vorläufig biostratigraphisch interpretiert (Haude & Walliser 1998); eine vollständigere Untersuchung war erst in jüngster Zeit möglich (Corrigan et al. 2014) und wird hier fortgesetzt.

[Gegen Ende der Profilaufnahmen durch O. H. W. und R. H. kam – programmgemäß – auch Joachim Reitner mit weiteren Forschungszielen in das Tafilalet. Für das Scyphocrinoiden-Projekt hatte die Aussicht auf diesen Besuch schon während eines Kurzaufenthalts in Sevilla fast existentielle Bedeutung gewonnen: Der für die Geländearbeiten ausgerüstete VW-Kombi, der scheinbar auch transzendental gut gesichert in der Straße Santo Paolo bei der Kirche Santa Maria Magdalena geparkt war, hatte das Interesse von Räufern geweckt, die ihn dann technisch perfekt öffneten und u. a. die Reisekasse stahlen. Praktisch ohne Geld, aber mit der hoffnungsvollen Gewissheit substantieller Unterstützung durch J. R., konnte die Fahrt fortgesetzt werden.]

Material

Nach früheren Profilaufnahmen (O. H. W.) wurden drei Profile in der Tafilalet-Region südöstlich von Erfoud für die Behandlung der latenten Fragen als besonders gut geeignet ausgewählt (Abb. 1): „Bou Tchrafine Nord 2“ (474), „Atrous 3“ (477) und „Atrous 7“ (540). Kürzere Abschnitte mit mehreren Scyphocrinoiden-Lagen wurden per Metermaß, längere Strecken per Schrittmaß dokumentiert. Da das Einfallen in den jeweiligen Profilen weitgehend konstant war, wurde zur Umrechnung auf die Mächtigkeiten der einzelnen Profilabschnitte jeweils ein einheitlicher Winkel eingesetzt.

Alle kalzitischen Lagen, die meist als Rippen aus den weitgehend eingeebneten und selten freiliegenden, ungestörten Tonschichten heraustreten, wurden für Conodonten-Analysen beprobt. In den frühen 1970er Jahren waren auch die im Wesentlichen aus Scyphocrinoiden bestehenden Lagen noch gut sichtbar. Inzwischen verlaufen an ihrer Stelle oft Gräben oder Reihen von Gruben, die lokal mehrere Meter tief oder auch schon verschüttet sind. Wegen der vollständigen Blumen-artigen Erhaltung der Kronen auf den Bank-Unterseiten werden diese Lagen seit etwa Ende der 1970er Jahre ausgegraben oder bergmännisch abgebaut und dann stückweise oder als großflächige „Kolonien“ in den Handel gebracht. Nur Lagen mit weitgehend zerfallenen Scyphocrinoiden und die Bänke aus Platten-Lobolithen haben (noch) keinen Handelswert und sind daher sichtbar. Von solchen Grabungen stammen die inzwischen in Museen oder privaten Sammlungen für Untersuchungen zur Verfügung stehenden großen Platten (siehe z. B. Haude et al. 1994; Plodowski 1996; Haude 1998; Hess 1999), so auch die Scyphocrinoiden-Kolonie (Abb. 2) im Museum des Göttinger Zentrums für Geowissenschaften. In dem Aushub der Gräben und Grubenreihen wurden Reste von Scyphocrinoiden in der Erwartung gesammelt, dass sie auch zu der jeweiligen Lage ge-

hörten. Immerhin zeigte sich bereits dort, anhand der gewöhnlich gut erkennbaren Reste der beiden Lobolithen-Typen, dass bei den Grabungsarbeiten in der Regel keine Mischung von Aushub aus verschiedenen Lagen stattgefunden hatte.

Einige Grubenreihen scheinen anzuzeigen, dass dort nicht nur kleinere linsenförmige „Kolonien“, sondern wohl auch in Suchgrabungen Detritus-Lagen abgebaut wurden, die wohl aus dem Randbereich von „Kolonien“ stammen. Nur an einer Stelle in Profil Atrous 7 war noch eine dickere Bank mit Kronenteilen sichtbar („Hauptschurf“, Profil-Bezeichnung nach O. H. W.), einer darunter mit radial ausgebreiteten Armen und danach einem Durchmesser der Krone von ca. 70 cm (Abb. 3).

Das untersuchte Material befindet sich unter den angegebenen Nummern mit dem Präfix GZG #1612 in der Original-Sammlung des Zentrums für Geowissenschaften der Universität Göttingen, die Conodonten-Proben im dortigen Teilbereich Mikropaläontologie („Conodonten-Sammlung O.H. Walliser“; GZG.MP).

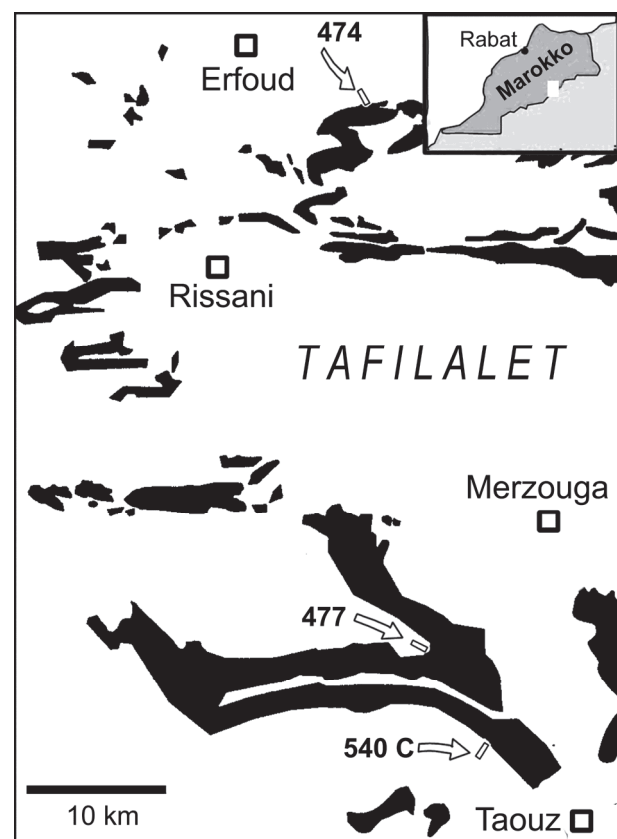


Abb. 1: Tafilalet-Region in Südost-Marokko mit der Lage der untersuchten Profile (Pfeile) im Grenzbereich Silur–Devon [474 = Bou Tchrafine N2, 477 = Atrous 3, 540 C = Atrous 7; schwarz = Devon].

Fig. 1: The Tafilalet region in SE Morocco with location of the investigated sections (arrows) in the Silurian–Devonian boundary beds [474 = Bou Tchrafine N2, 477 = Atrous 3, 540 C = Atrous 7; black = Devonian].

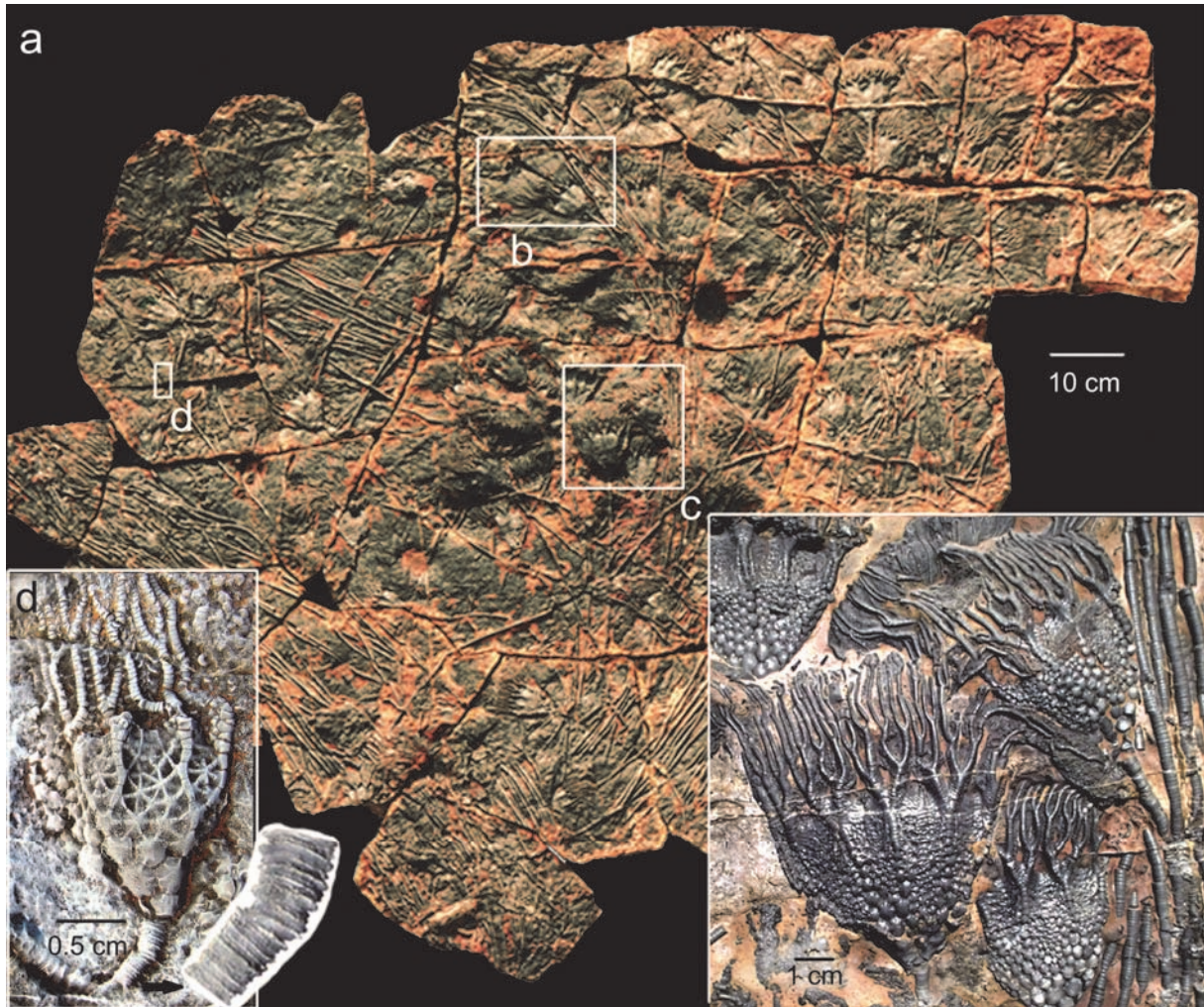


Abb. 2: (a) Göttinger Scyphocrinoiden-„Kolonie“ mit zahlreichen Kronen unterschiedlicher Größe von *Camarocrinus?* n. sp.? aus der Unteren *detortus*-Zone (Unterseite; **GZG 103-1**; Ausgrabungsort wahrscheinlich ca. 7 km südöstlich von Erfoud im „Hauptschurf“ [Lage 10] von Profil Bou Tchrafine N2); (b) Ausschnitt der Krone "Gö-3" in Abb. 9d; (c) Kronen "Gö-8, -12, -13" (**Ausschnitt c; GZG 103-1-8, -12, -13**); (d) juvenile Krone "Gö-15" (**Ausschnitt d; GZG 103-1-15**), daneben ihr vergrößerter Stielteil mit heteromorpher Struktur.

Fig. 2: (a) Large Göttingen scyphocrinoid "colony" with many crowns of different size of *Camarocrinus?* n. sp.? from the Lower *detortus* Zone (lower side; **GZG 103-1**; probably mined at about 7 km south-east of Erfoud in the "main trench" [bed 10] of section Bou Tchrafine N2); (b) crown "Gö-3" (see Fig. 9d); (c) crowns "Gö-8, -12, -13" (**detail c; GZG 103-1-8, -12, -13**); (d) juvenile crown "Gö-15" (**detail d; GZG 103-1-15**) and enlarged part of its stem with heteromorphic structure.

Die „Scyphocrinites-Schichten“

Die dunklen Schiefer („Alaun-/Graptolithenschiefer“) mit eingeschalteten bituminösen Kalken und konkretionären Lagen des höheren Silurs im Tafilalet (SE-Marokko) erreichen Mächtigkeiten von mehreren 100 m (Hollard 1962; Legrand 1962). Durch die Erosion der weichen Schiefer bildeten sich weite Ebenen, in denen kalkige Lagen normalerweise als weit zu verfolgende Rippen hervortreten. Diese enthalten in der Regel orthocone Nautiliden („Orthocerenkalk“), Bivalven, vereinzelt kleine Brachiopoden; vor allem aber sind in der Přídolí-Stufe bis in das tiefe Devon weit verbreitet auch mehrere linsenförmige Lagen und dünne Bänke aus Skelettteilen von Scyphocrinoiden

eingeschaltet, die aber durch den fortgesetzten Abbau meist nur noch in Resten zu finden sind.

In den drei aufgenommenen Profilen hat die eigentliche „Scyphocrinites-Schicht“ (Hollard 1977), also die Schichtfolge vom Přídolí bis ins unterste Lochkovium mit mehreren Scyphocrinoiden-Lagen, sehr verschiedene Mächtigkeiten (Abb. 4). In der kürzesten Abfolge, Atrous 7 (540), wurden sechs Lagen innerhalb von nur 3,50 m registriert; hier beträgt der Abstand der einzelnen Lagen 0,25–1,00 m. In der Abfolge Atrous 3 (477) hat sie eine Mächtigkeit von ca. 70 m und enthält sieben Scyphocrinoiden-Lagen, deren Abstände besonders im unteren Bereich viele Meter betragen.



Abb. 3: Teil einer großen Krone von *Marhoumacrinus* cf. *legrandi* mit radial ausgebreiteten Armen, ventrale Seite auf der Liegendfläche exponiert, d. h. nach unten gerichtet (Profil Atrous 7, Lage 21; GZG 1612-540-21-113).

Fig. 3: Part of large crown of *Marhoumacrinus* cf. *legrandi* with radially spread arms, ventral side, exposed on lower side of the layer, i.e. directed downwards (section Atrous 7, bed 21; GZG 1612-540-21-113).

In der ca. 21 m mächtigen Abfolge von Profil Bou Tchratine Nord 2 (474) befinden sich neun Scyphocrinoiden-Lagen mit Abständen von meist 1–5 m.

Die abgebauten bzw. mehrere Meter tief ausgegrabenen Scyphocrinoiden-Lagen sind meist Linsen-artige, 2–20 cm dicke Kalke aus einem dichten Gemenge von Skelettteilen. Auf ihrer Unterseite sind oft vollständige Kronen mit langen Stielteilen exponiert, nach oben hin sind die Skelettteile weitgehend zerfallen. Nach den aufgelesenen Resten bestehen manche dünne Lagen aus Scyphocrinoiden-Detritus mit einigen stabileren größeren Skelettresten. Im obersten Bereich der Profile kann eine dicke Bank erhalten sein, deren Makrofossilinhalt gänzlich von Lobolithen geprägt wird.

Biostratinomische Beziehungen

Selbst bei bester Erhaltung der Kronen mit z. T. noch langem ansitzendem Stielteil ist noch nie ein (post-juvener) vollständiger Scyphocrinoide – mit Lobolith am Stielende – gefunden worden. Das wäre wegen seiner Lebensweise im Oberflächenbereich des Wassers nach dem Absterben auch nicht zu erwarten; denn nach dem bald darauf erfolgenden Bruch des verwesenden Stiels in seinem dünnsten Bereich (nahe dem Lobolithen) sanken Krone und der lange Stielteil ab, während die Boje, vor allem jene mit dem sehr stabilen Platten-Bau, noch recht lange nekroplanktonisch weiterdriften konnte (s. u.). Immerhin ist inzwischen der Fund einer Scyphocrinoiden-Ansammlung mit einzelnen, fast vollständigen – allerdings juvenilen Exemplaren – mit noch relativ langem Stiel,

samt Lobolith bekannt geworden (Hess 1999); dessen Wand war so dünn, dass sie beim Ablagerungsprozess sofort kollabierte. Unter den jeweiligen regionalen biostratinomischen Bedingungen wurden die stabilen adulten (Platten-)Lobolithen zu dickeren Bänken konzentriert (z. B. in den USA, Schuchert 1904, Ray 1980; in Nord-Afrika, Poueyto 1952, Hollard 1977; in China, Chen & Yao 1990; in Tschechien, Prokop & Petr 1986).

Die ausgedehnten Lagen aus dort oft linsenförmig aneinander gereihten Massenvorkommen von Scyphocrinoiden lassen sich gut mit Sturm-Ereignissen und schwerem Seegang erklären, die zahlreiche benachbart treibende Individuen zum Absinken brachten. Die angenäherte Linsenform der fossilen Massen-Vorkommen und vor allem die Analyse der Lagerungsverhältnisse der Skelette auf der Göttinger Platte zeigen, dass hier die Crinoiden nicht einzeln, sondern als untereinander verbundene, Kolonie-artige Ansammlungen abgelagert wurden (Haude et al. 1994): Beim Bruch vieler Stiele und damit Verlust von Lobolithen als gemeinsame Schwimmbojen, wurde der Gesamt-Auftrieb unterschritten, so dass eine solche „Kolonie“ absinken musste. Zweifellos hatten aber nicht alle der von einem solchen Event betroffenen Individuen in den absinkenden „Kolonien“ ihren Lobolithen verloren, bzw. es waren nicht alle Kammern leck geschlagen. Bei beginnendem Zerfall der Skelette am Meeresboden lösten sich die Lobolithen dank des noch vorhandenen Auftriebs schon früh von dem dort relativ dünnen Stielbereich, stiegen auf und drifteten fort.

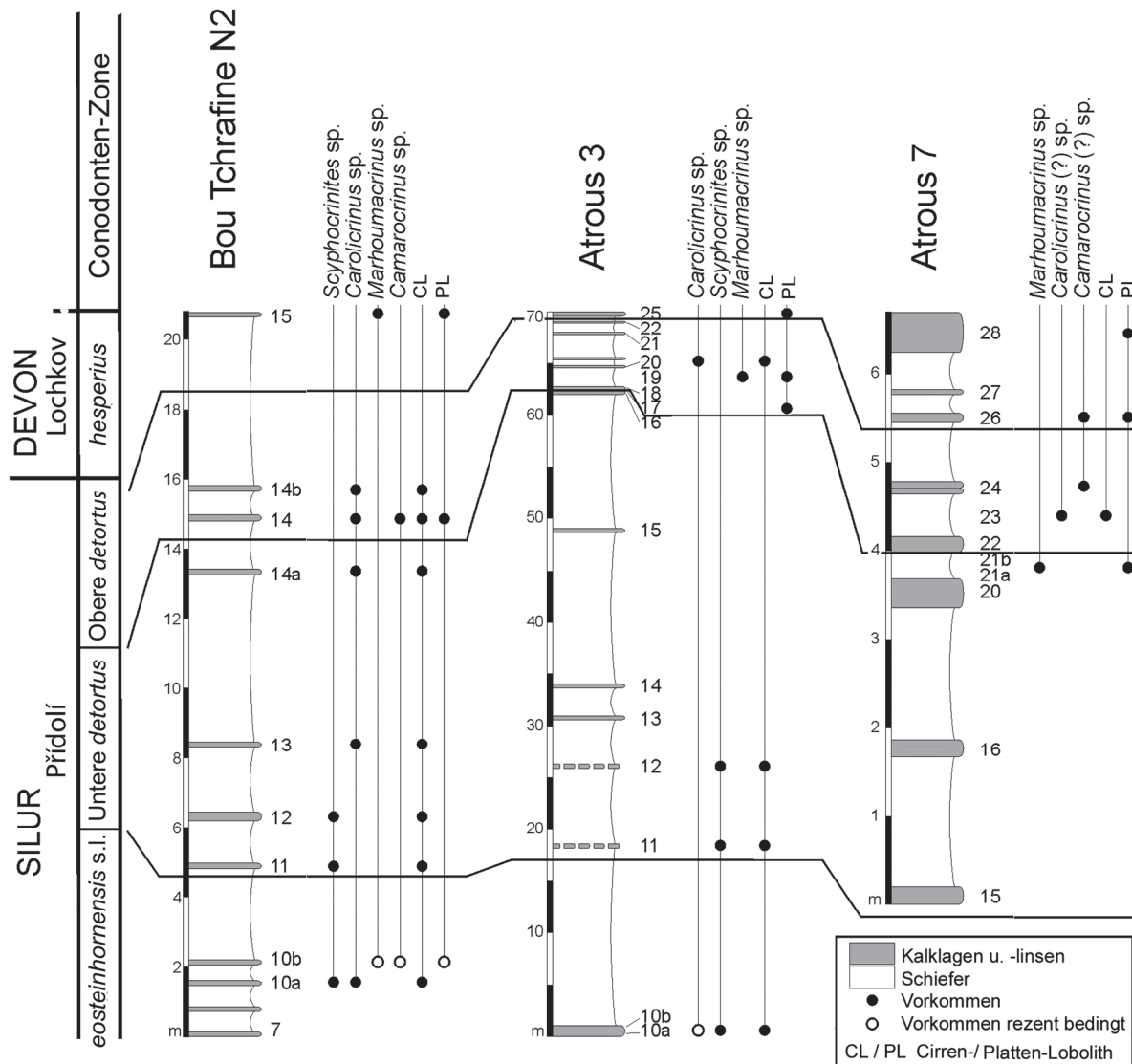


Abb. 4: Stratigraphie der Scaphocrinoiden-Lagen in den Profilen Bou Tchrafine N2, Atrous 3 und Atrous 7 [nach Corradini et al. 2013, verändert; verschiedene Maßstäbe].

Fig. 4: Stratigraphy of the scaphocrinoid beds in the sections Bou Tchrafine N2, Atrous 3, and Atrous 7 [from Corradini et al. 2013, modified; different scales].

Aber auch die nur undicht gewordenen Lobolithen einer nun am Meeresboden liegenden Menge dieser Crinoiden dürften aufgrund ihrer voluminösen Form, der bei Platten-Lobolithen besonders stabilen Wand und des insgesamt geringen spezifischen Gewichts (mikroporöser Stereom-Kalzit) nach einiger Zeit zwischen den zerfallenden anderen Skeletteilen herausgeragt haben. Derartig exponiert konnten sie bereits durch leichte Strömungen verlagert werden. Dennoch zeigen die Befunde an den großen Fossilplatten und auch an Bruchstücken aus dem Grabungsschutt, dass in der Regel defekte Lobolithen oder deren Wandteile in der Skelettmasse einer solchen Event-Lage zurückgeblieben sind.

Die Scaphocrinoiden sind aber kaum erst durch Sturmereignisse oder lokale Turbulenzen zu größeren lokalen Ansammlungen konzentriert worden; dazu wäre es wohl an Untiefen gekommen, was dann aber zu dicken Lagen Scaphocrinoiden-Detritus geführt hätte. An den mark-

kanischen Scaphocrinoiden-Platten, z. B. der „Göttinger Kolonie“, sind nur leichte Strömungseinwirkungen während des Ablagerungsvorgangs festzustellen; aber auch die hätten kaum zu so enormen Konzentrationen der Tiere geführt. Plausibler ist, dass die Scaphocrinoiden bereits zu „Normalzeiten“ eng benachbart drifteten, wobei ihre Anzahl durch eine hohe Reproduktionsrate schnell gewachsen sein dürfte. Die Individuen in den Kolonie-artigen Ansammlungen wurden wahrscheinlich durch ein Netz langteiler driftender Algen zusammen gehalten, wie sie in der heutigen Sargassosee bekannt sind (Haude et al. 1994). Das spricht für eher langdauernde Ursachen, etwa überregionale große Strömungswirbel („Gyren“), die zur Erklärung getrennter Vorkommen in den obersilurischen Alaunschiefern herangezogen werden können (Prokop & Petr (2001).

Stratigraphie der Scyphocrinoiden-Schichten

Nach den Conodonten-Daten kann im Tafilalet der Schichtbereich mit den Scyphocrinoiden-Lagen vom oberen Silur mit drei Zonen (Přidolí-Stufe) bis in das unterste Devon mit einer Zone (untere Lochkov-Stufe) gegliedert werden (Abb. 4) (Corradini et al. 2013; Corradini & Corriga 2012; Corriga et al. 2014): Die *eosteinhornensis* s. l. (Intervall-)Zone beginnt mit *Ozarkodina eosteinhornensis* s. l. (nicht aufgeschlossen in Profil Atrous 7). Darüber folgt mit dem Einsetzen von *Onlodus elegans detortus* die Untere *detortus*-Zone; diese enthält den *Ozarkodina eosteinhornensis* s. s.-Horizont, der im Bereich von Nord-Gondwana für Korrelationen wichtig ist und jetzt auch in Marokko nachgewiesen werden konnte. Der Beginn der Oberen *detortus*-Zone wird mit dem Erscheinen von *Zieglerodina remscheidensis* definiert; in ihr treten *Onl. el. detortus* und *Onl. el. elegans* letztmalig auf. Das Einsetzen des Index-Taxons *Icriodus hesperius* markiert den Beginn des Devons mit der *hesperius*-Zone (Corradini et al. 2013).

Im Tafilalet wurden die ersten Scyphocrinoiden-Lagen in der *eosteinhornensis* s. l.-Zone nachgewiesen (Abb. 5). Die nächsten Lagen folgen in der Unteren *detortus*-Zone, in Atrous 3 erst nach ca. 15 m Tonschiefern, in Bou Tchrafine N2 bereits nach ca. 2 m; die zwei bis drei Lagen dieser Zone sind jeweils durch zwei bis fünf Meter Tonschiefer getrennt. In der Oberen *detortus*-Zone wurden in allen drei Profilen jeweils zwei bis drei durch geringer mächtige Schiefer getrennte Lagen registriert. Erst in ziemlich großem Abstand von ca. 5 m folgen in der *hesperius*-Zone der unteren Lochkov-Stufe die letzten Scyphocrinoiden-Lagen, in Bou Tchrafine und Atrous 3 je eine in verschiedenen Abständen von der Grenze. In Atrous 7 sind es zwei Lagen, eine direkt über der Grenze, die zweite und letzte nach ca. 1 m.

Die beträchtlichen, durch die stratigraphische Vergleichsmöglichkeit noch auffälligeren Mächtigkeits-Unterschiede in den drei Profilen erscheinen zunächst als unrealistisch, so als ob sie durch Wechsel der als einheitlich eingesetzten Einfallswinkel bedingt wären. Die bei Legrand (1962) und Hollard (1962, 1977) angegebenen Mächtigkeiten des oberen Silurs in Nord-Afrika zeigen aber ebenfalls erhebliche Unterschiede an.

Assoziationen monospezifischer Scyphocrinoiden-Kronen mit typischen Skeletteilen – taxonomische Konsequenzen

Da die beiden Lobolithen-Bautypen (Abb. 6, 7) bzw. deren Reste meist leicht zu unterscheiden sind, zeigte es sich bereits im Gelände (bzw. im dortigen Grabungs-Aushub), dass sie oder ihre Teile in der Regel nicht in der gleichen Lage miteinander assoziiert sind – mit zwei deutlichen Ausnahmen: In dem (etwas kürzeren) Profil Bou Tchrafine N2 fanden sich im Aushub an einer Stelle der dort tiefsten (ältesten) Lage 10 [oder zwei Lagen, 10a (+b?) = „Hauptschurf“ nach W.’s Geländeprofil] und in der höhe-

ren Lage 14a, b jeweils beide Lobolithen-Typen (zusammen mit verschiedenen Kronen-Taxa).

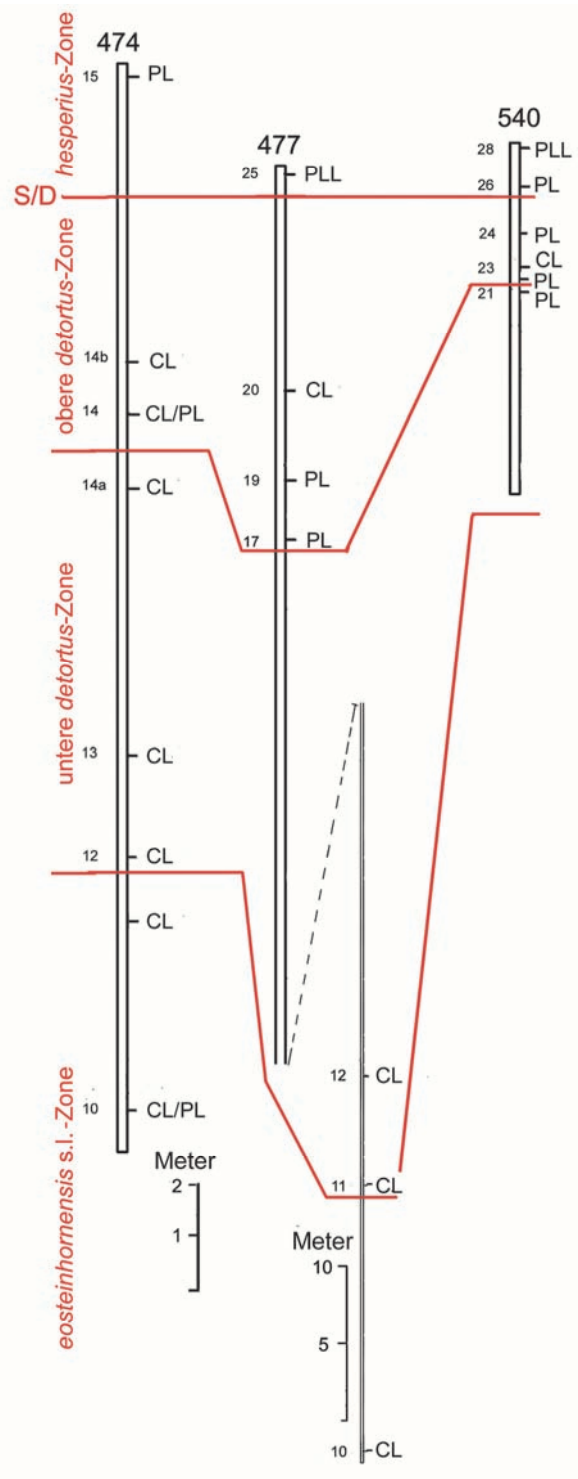


Abb. 5: Lagen mit Cirren- und Platten-Lobolithen (CL, PL) in den drei Profilen [gleiche Maßstäbe, außer im unteren Teil von Profil 477, zum Vergleich der sehr verschiedenen Mächtigkeiten; S/D = Silur–Devon-Grenze, PLL = dicke Bank aus Platten-Lobolithen].

Fig. 5: Layers with cirrus and plate loboliths (CL, PL) in the three sections [same scales, except in the lower part of section 477, for comparison of the great differences in thickness; S/D = Silurian–Devonian boundary, PLL = thick layer consisting of plate loboliths].

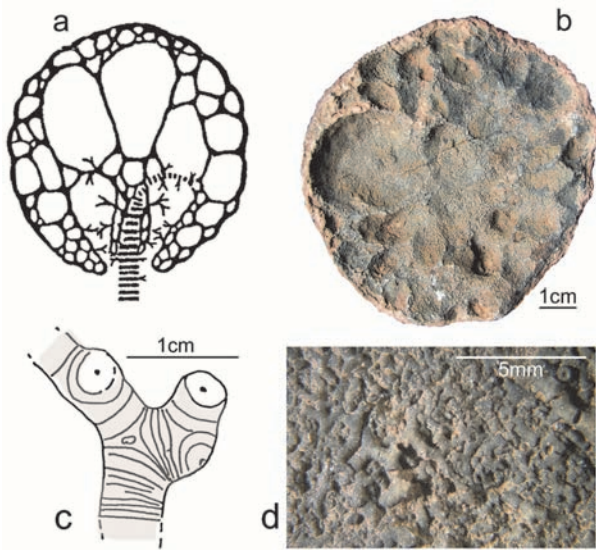


Abb. 6: Cirren-Lobolith. (a) Schematischer Vertikalschnitt, in der oberen, dem Stielansatz gegenüber liegenden Kugel-Kalotte und im Bereich der Wand ausschließlich geschlossene, Blasen-artige Kammern, in der unteren Kalotte mit dem Stielansatz auch einige nach unten offene Kammern; (b) Ansicht biostratigraphisch freigelegter, Blasen-artiger Kammern der oberen Kalotte (untere Kalotte mit Stielansatz disartikuliert), in Lage 20 ausschließlich mit Kelch-/Kronen-Resten von *Carolicrinus* assoziiert (GZG 1216-477-20-107); (c) Stiel-Ansatz mit irregulär gesprossenen Primär-Cirren einer disartikulierten Lobolithen-Kalotte, Pfeil: „Marbe“ des Stielendes (GZG 1612-474-12-111); (d) Detail einer Cirrenwand, in Lage 10 ausschließlich mit Kelch-/Kronen-Resten von *Scyphocrinites* assoziiert (GZG 1612-474-10-131).

Fig. 6: Cirrus lobolith. (a) vertical cut (diagrammatic), with bubble-like closed chambers in the upper part (i.e. opposite to the stem trunk) and within the thick wall; several larger open chambers in the lower part (i.e. that with the trunk); (b) biostratigraphically opened aspect of closed chambers of the upper hemisphere (lower hemisphere with stem trunk disarticulated); all cirrus loboliths from this layer associated with parts of crowns / calyces of *Carolicrinus* (GZG 1216-477-20-107); (c) stem trunk of disarticulated lower hemisphere with irregularly arranged primary cirri, arrow: cicatrix of distal end of stem (GZG 1612-474-12-111); (d) detail of wall of a lobolith, in this layer exclusively associated with parts of crowns / calyces of *Scyphocrinites* (GZG 1612-474-10-131).

Allerdings schienen die Mischfunde der Lage 10 hier auf die eine Stelle beschränkt zu sein, während im weiteren Verlauf des Aushubs nur zahlreiche Reste von Cirren-Lobolithen zusammen mit Kronenteilen von *Scyphocrinites* (und fraglichen *Carolicrinus*), aber keine weiteren Reste von Platten-Lobolithen gefunden wurden. Da die besagte Stelle nicht weit von Erfoud entfernt ist, könnte Grabungsmaterial von anderer Stelle hierher geraten sein (Corriga et al. 2014). Dennoch ist die Existenz einer dicht oberhalb einer Bank im „Hauptschurf“ (aus dem viele große Scyphocrinoiden-Platten stammen, möglicherweise auch die in Göttingen befindliche) verlaufenden, stratigraphisch frühen Lage mit Platten-Lobolithen und zugehörigen Kronen-Taxa nicht auszuschließen. Die Mischfunde im Aushub bei „Lage 14“ stammen sicher von den dicht darüber und darunter gelegenen Scyphocrinoiden-Lagen 14a/b.

Die zahlreichen, vollständig erhaltenen Kronen auf großen, in Museen und anderswo ausgestellten Platten [z. B. in Göttingen (Abb. 2); in Frankfurt/M.: Senckenberg-Museum (Plodowski 1996: Abb. 1); Basel: Naturhistorisches Museum (Hess 1999: Abb. 110); Tokyo: Planey Co. Ltd. (Haude 1998: Abb. 2)] gehören jeweils zu nur einer Gattung bzw. Art. Das zeigen auch die Kelch- bzw. Kronenreste, die im weiteren Verlauf von Scyphocrinoiden-Lagen, bzw. in deren Grabungs-Aushub aufgesammelt werden konnten. Eine sichere Bestimmung ist auch bei relativ gut erhaltenen Kelchresten z. T. problematisch. Denn einerseits zeigt sich an optimal erhaltenen Kelchen/Kronen großer „Kolonien“ von Museums-Exponaten, dass systematisch wichtige Strukturen beträchtlich variieren. Andererseits handelt es sich bei den im Gelände bzw. Grabungs-Aushub aufgesammelten Proben meist um Fragmente, bzw. für kommerzielle Zwecke ungeeignete Stücke. Deshalb ist die Feststellung signifikanter Skelett-Assoziationen in Lagen monospezifischer Scyphocrinoiden von entscheidender Bedeutung: Ein in der betreffenden Lage assoziierter einziger Lobolithen-Typ kann somit den dortigen Kronen zugeordnet werden. Diese skeletale Beziehung wird noch durch bestimmte begleitende Stielreste gestützt: In den Lagen mit Platten-Lobolithen kommen außer Stielteilen mit rundem Querschnitt regelmäßig auch solche mit (primär) ovalem Querschnitt vor; sie wurden als Reste des Mittelstiels mancher Scyphocrinoiden erkannt Haude (1981), dann speziell bei *Marboumacrinus* (Prokop & Petr 1987) und bei *Camarocrinus* (Haude 1992) beschrieben.

Ein weiterer Hinweis auf die taxonomische Zusammengehörigkeit von Scyphocrinoiden-Teilen in den einzelnen Lagen der Profile im Tafilalet – wie auch in anderen Regionen (Haude 1992) – sind häufige Funde von zwei permanent und selektiv auf verschiedenen Scyphocrinoiden parasitierenden platyceraten Schnecken: in Lagen mit Cirren-Lobolithen die hohe Zipfelmützen-förmige *Orthonychia*, in solchen mit Platten-Lobolithen der eingerollte *Platyceras* (vgl. auch Hess 1999, Abb. 110; zur Lebensweise dieser Platyceratidae s. Horný 2000 und Baumüller 2002). Danach gehören die hier – wie auch an anderen Vorkommen – mit diesen Schnecken assoziierten Lobolithen-Typen jeweils der betreffenden Scyphocrinoiden-Gattung bzw. -Art an [vgl. die Beobachtungen in anderen Vorkommen, etwa in Spanien, Deutschland, China, USA (Haude 1989, 1992)].

Anders verhält es sich mit der Möglichkeit solcher Zuordnungen im Barrandium: Die Silur–Devon-Übergangsschichten sind deutlich kondensiert (mdl. Mitteilung 2013 von Rainer Brocke, Frankfurt/M.). Die Scyphocrinoiden-Lagen folgen lokal – z. B. in dem Standard-Profil der Silur/Devon-Grenzsichten bei Karlstejn – sehr dicht aufeinander, und an der Fundstelle „Lobolith hillside“ bei Prag scheint überhaupt keine Trennung möglich zu sein. Außerdem könnte es sich bei den Kalkbänken der Typlokalität der Silur/Devon-Grenze (bei Klouk) um distale Turbidite handeln (Chlupáč & Vacek 2003).

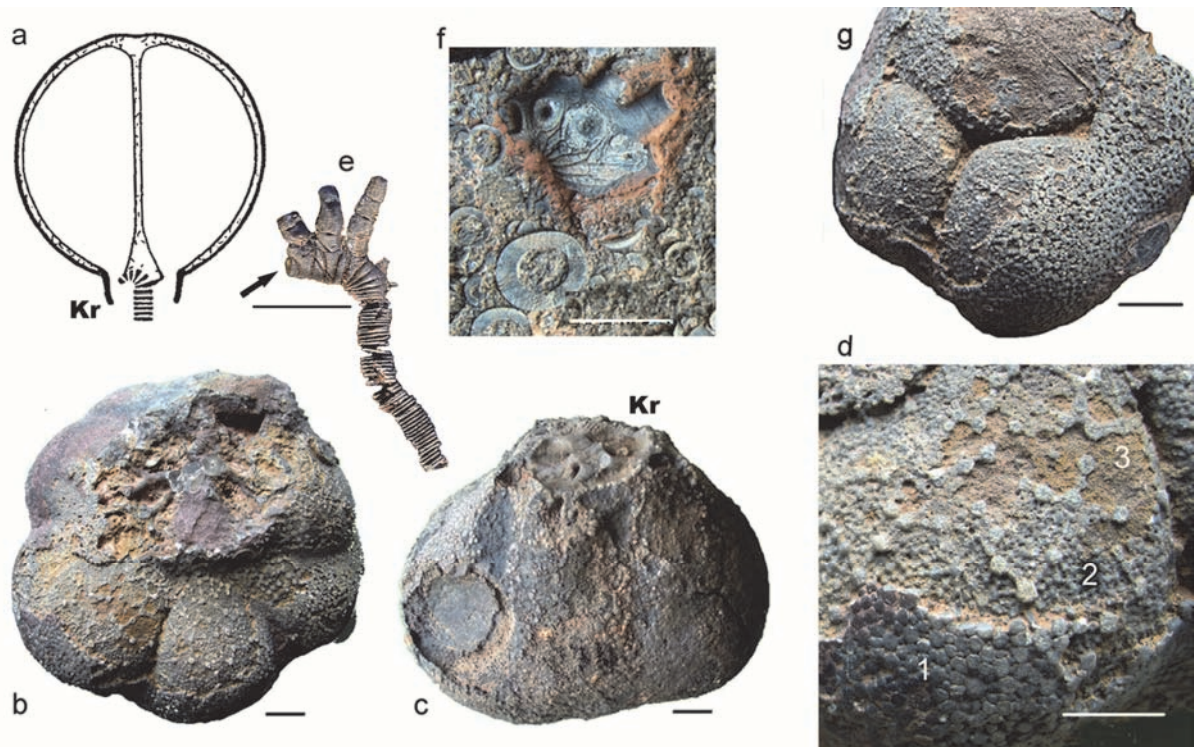


Abb. 7: Platten-Lobolith. (a) Schematischer Vertikalschnitt mit nach unten offenen Kammern, Stielansatz mit den Kammer-Öffnungen von einer Kragen-artigen Wand umgeben; (b) Lobolith mit dem (bilateral-symmetrischen) Stielansatz, die diesen Bereich umgebende Kragenwand ist nur in Resten erhalten (GZG-1612-474-x); (c) stark nach außen vorgewölbte Kammern, Kammer-Öffnungen in Gabelungen der Primär-Cirren nahe dem basalen Rest des Kragens, z. T. sichtbar (GZG 1612-474-10-124); (d) (Detail aus der nach oben orientierten Wand des Lobolithen in "c") Bereich der nach oben exponierten, partiell erodierten Plattenwand: (1) Platten der Außenfläche, (2) darunter freiliegende Internfläche der kammerseitigen Doppelwand, (3) Sedimentfüllung der betreffenden Kammer; (e) längerer distaler Stielteil mit Primär-Cirren eines disartikulierten juvenilen Lobolithen, Pfeil: Abbruchstelle des Stielendes (GZG-1612-540-21-105); (f) Skelettreste von *Camarocrinus* oder *Marhoumacrinus*: Stielansatz eines disartikulierten Lobolithen mit basal erhaltenen, regelhaft bilateral-symmetrisch angeordneten Primär-Cirren, einzelne ovale Stielglieder eines Mittelstiels (GZG 1612-477-19-106); (g) oberer Teil eines Lobolithen, Außenwand dort nicht erhalten, dadurch drei aneinander grenzende, nach oben gewölbte Kammern sichtbar (GZG 1612-474-10-127) [Kr = Kragenwand; Maßstäbe = 1 cm].

Fig. 7: Plate lobolith. (a) vertical cut (diagrammatic), distal stem trunk and openings of chambers surrounded by relicts of the collar-like wall; (b) lobolith with (bilaterally symmetrical) distal stem trunk, only fragments of the collar wall preserved (GZG-1612-474-x); (c) strongly bulging chamber walls, some chamber openings visible in bifurcations of primary cirri near only basally preserved collar wall (GZG 1612-474-10-124); (d) (detail from upper side of lobolith in "c") area of upwardly exposed, partly eroded tessellate layers of double wall: (1) plates of exterior wall, (2) below this an exposed part of the internal wall, (3) sedimentary contents of a chamber; (e) part of distally bent stem with primary cirri of a (disarticulated) juvenile lobolith, arrow: scar of broken-off distal part of stem (GZG-1612-540-21-105); (f) skeletal residues of *Camarocrinus* or *Marhoumacrinus*: distal part of stem with partly preserved typical, bilateral-symmetrically arranged primary cirri of disarticulated lobolith, some elliptical columnals of the middle part of a stem (GZG 1612-477-19-106); (g) upper part of a lobolith, external wall not preserved, thus the tessellate walls of three contiguous chambers visible (GZG 1612-474-10-127) [Kr = collar wall; scale bars = 1 cm].

So wären gleichzeitig lebende Scyphocrinoiden-„Kolonien“ verschiedener taxonomischer Zugehörigkeit, die in anderen Regionen weit voneinander entfernt drifteten, im paläogeographischen Raum Böhmen in engere Nachbarschaft und – vor allem die beiden Lobolithen-Typen – biostratigraphisch in die gleiche Lage geraten. Deshalb ist Prokop & Petr (1994, 2001) zuzustimmen, dass es – in Böhmen – nicht möglich sei, assoziierte verschiedene Skelettbereiche von Scyphocrinoiden einander sicher zuzuordnen.

Die Befunde in den marokkanischen Profilen bestätigen nun frühere Beobachtungen (Haude 1992), dass vier Scyphocrinoiden-Gattungen – in jeweils verschiedenen Lagen – mit ihren zugehörigen Skeletteilen hinreichend sicher belegt werden können (Abb. 8): *Scyphocrinites* Zenker, 1833 und *Carolicrinus* Waagen & Jahn, 1899, beide mit

Cirren-Lobolith und einem im Querschnitt runden Stiel; *Marhoumacrinus* Prokop & Petr, 1987 und *Camarocrinus* Hall, 1879, beide mit Platten-Lobolith und einem im Mittelstiel-Bereich ovalen Querschnitt. Die Bestimmung der Arten ist einer Revision vorbehalten (Abb. 9).

Die früheste (älteste) Form in den marokkanischen Profilen ist *Scyphocrinites* sp. (in der tieferen *eosteinhornensis* s. l.-Zone, Profil Atrous 3, Lage 10). Sie kann mindestens bis in die Untere *detortus*-Zone nachgewiesen werden, aus der nach dem Conodonten-Befund (GZG 301, coll. Walliser, Probe 3398) auch die „Göttinger Platte“ stammt. Die mehr als 75 (sichtbaren) meist adulten Kronen unterschiedlicher Größe und einzelnen sehr kleinen (juvenilen) Individuen dieser „Kolonie“ (Abb. 2) sind mit Resten von Cirren-Lobolithen assoziiert und gehören

wahrscheinlich als neue Art von (?)*Camarocrinus* in die Stammlinie der Camarocrininae (mit *Camarocrinus* und *Marhoumacrinus*, Haude 1989). Fragmente adulter Kronen, die sowohl *Carolicrinus* als auch *Marhoumacrinus* zugeordnet werden könnten, gehören aufgrund ihrer Assoziation ausschließlich mit Cirren-Lobolithen (z. B. in Profil Atrous 3, Lage 21) sicher zu *Carolicrinus*. Demnach kommt diese Gattung von der Unteren bis in die Obere *detortus*-Zone vor und alterniert dort ein- bis zweimal mit Lagen von *Marhoumacrinus* sp. bzw. z. T. wohl auch mit *Camarocrinus* sp. In der *hesperius*-Zone des unteren Lochkoviums sind offenbar nur noch Formen mit Platten-Lobolith vorhanden, die vielleicht nur noch eine dieser beiden Gattungen als damit letzte Vertreter der Scyphocrinoiden repräsentieren – jedenfalls in Marokko. Bei Kronen aus dem Lochkovium, die *Scyphocrinites elegans* zugeordnet wurden (Prokop & Petr 1986), dürfte es sich aufgrund der dort allein assoziierten Reste von Platten-Lobolithen eher um eine Art von *Camarocrinus* handeln. Denn eine morphologisch so spektakuläre evolutive Entwicklung wie der Wandel von einer Form mit Cirren-Lobolith in eine solche mit Platten-Lobolith ist kaum im Rahmen einer einfachen Art-Aufspaltung (in diesem Fall von *Scyphocrinites*) zu begründen. Ein solcher Wandel betrifft auch die Formen der Gattungen *Carolicrinus* (mit Cirren-Lobolith) und *Marhoumacrinus* (mit Platten-Lobolith). Für Prokop & Petr (1986: 202) stellt sich das anders dar, weil anhand des böhmischen Materials eine durch lokale Assoziation abgesicherte taxonomische Zuordnung der Lobolithen-Typen offenbar nicht möglich ist. Aufgrund des ähnlichen Armbaus halten sie (und im Anschluss daran auch Hess 2010) *Marhoumacrinus legrandi* für den „direkten phylogenetischen Vorläufer von *Carolicrinus barrandei*“ (innerhalb einer Familie Marhoumacrinidae); dementsprechend nehmen sie, ohne empirischen Beleg, auch für *Carolicrinus* einen Platten-Lobolithen an.

Paläobiologie der Scyphocrinoiden

Die Scyphocrinoiden entwickelten sich im höheren Silur aus benthonisch lebenden Vorläufern mit einer Wurzel aus gegliederten, reich verzweigten Cirren (nach Donovan 1993: „Radices“, da „Cirren“ als aktiv bewegliche, unverzweigte Anhänge des Stiels definiert werden, die erst seit dem Mesozoikum nachgewiesen sind). Im Silur bildeten sich in epikontinentalen Gebieten der niederen bis mittleren Paläobreiten weit verbreitet schwarze bituminöse Sedimente, die euxinische Bedingungen bei geringem Wasseraustausch in Bodennähe und eine hohe Planktonproduktion im Oberflächenwasser anzeigen. Durch die in eine Schwimmboje umgewandelte Wurzel konnten die driftenden Scyphocrinoiden dort das reiche Angebot an planktonischer Nahrung nutzen, schneller wachsen und beträchtliche Größen erreichen (Abb. 10). Eine Berechnung des Gewichts der Skelettmasse unter Wasser (spezielles Gewicht von Echinodermen-Stereom ca. 0,3 g)

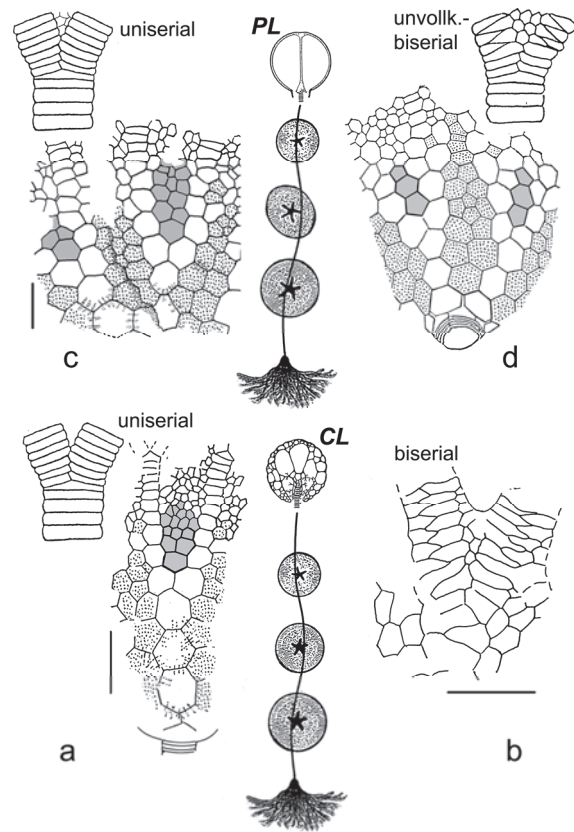


Abb. 8: Diagramm der identifizierten Scyphocrinoiden-Gattungen mit einigen diagnostisch relevanten Merkmalen. (a) *Scyphocrinites* cf. *elegans* (GZG 1612-474-12-101, vgl. Abb. 9c) mit längeren scharfen Rippen auf den Rändern der proximalen Kelchplatten und uniserieller Anordnung der Armglieder; (b) *Carolicrinus* cf. *barrandei* (vgl. Abb. 9e), Kelchwand mit biserialer Anordnung der Glieder des inkorporierten distalen Secundibrachiums und der folgenden Armbereiche; (c) *Camarocrinus* cf. *subornatus* (vgl. Abb. 9g) mit der Abfolge 1-2-2/3 der Intersecundibrachial-Platten (dunkel gerastert) in der Kelchwand und meist uniserieller bis unvollkommen biserial angeordneten Armgliedern; (d) *Marhoumacrinus* *legrandi* [aus Prokop & Petr 1987: Abb. 4, verändert] mit der bei dieser Gattung typischen Abfolge 1-1-1/2 der Intersecundibrachial-Platten (dunkel gerastert) in der Kelchwand und unvollkommen biserialer Armstruktur. – Bei (a) und (b) Cirren-Lobolith (CL) und durchgehend runder Stielquerschnitt; bei (c) und (d) Platten-Lobolith (PL) und – typisch – im Mittelstielbereich ovaler Stielquerschnitt. – Punktraster = Interradial-Bereiche; grau = Intersecundibrachial-Bereiche; Maßstäbe = 1 cm.

Fig. 8: Diagram of identified genera of scyphocrinoids with some of the diagnostically relevant characters. (a) *Scyphocrinites* cf. *elegans* (GZG 1612-474-12-101, see Fig. 9c) with relative long, sharp ridges across the margins of proximal plates, and uniseriell brachials; (b) *Carolicrinus* cf. *barrandei* (see Fig. 9e), calyx wall with biserially arranged brachial elements of incorporated distal secundibrachium and following parts of arms; (c) *Camarocrinus* cf. *subornatus* (see Fig. 9g) with sequence of intersecundibrachs 1-2-2/3 (grey) in the calyx wall, and mostly uniseriell or incompletely biserial brachials; (d) *Marhoumacrinus* *legrandi* [from Prokop & Petr 1987: fig. 4, modified] with the typical sequence of intersecundibrachials 1-1-1/2 (grey) in the calyx wall, and incompletely biserial structure of arms. – In (a) and (b) cirrus lobolith (CL) and round columnals in the whole stem; in (c) and (d) plate lobolith (PL) and – exclusively the middle part of the stem – consisting of elliptical columnals. – Dotted = interradian area, grey = intersecundibrachial area; scale bars = 1 cm.

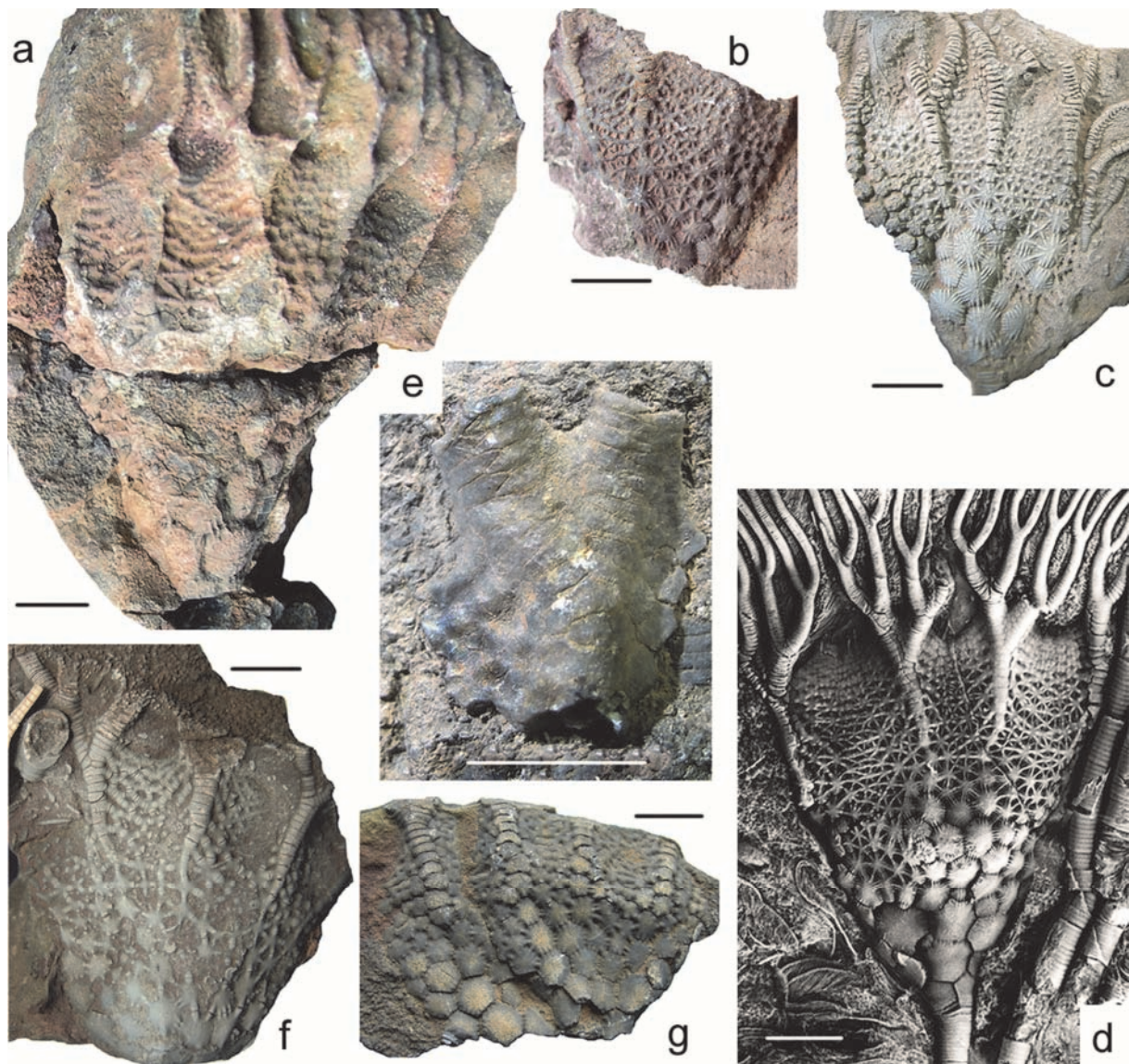


Abb. 9: (a-c) *Scyphocrinites* cf. *elegans*. (a) (GZG 1612-477-11-108); (b) (GZG 1612-474-10-114); (c) (vgl. Abb. 8a; GZG 1612-474-12-101). (d) *Camarocrinus?* n. sp.? ("Gö-3") aus der Göttinger Scyphocrinoiden-„Kolonie“ in Abb. 2a (**Ausschnitt b; GZG 103-1-3**); (e) *Carolicrinus* cf. *barrandei*, Bruchstück einer Kelchwand (vgl. Abb. 8b; GZG 1612-477-20-109); (f-g) *Camarocrinus* cf. *subornatus*. (f) (GZG 1612-474-14-107); (g) (vgl. Abb. 8c; GZG 1612-474-14-013). – Maßstäbe = 1 cm.

Fig. 9: (a-c) *Scyphocrinites* cf. *elegans*. (a) (GZG 1612-477-11-108); (b) (GZG 1612-474-10-114); (c) (see Fig. 8a; GZG 1612-474-12-101). (d) *Camarocrinus?* n. sp.? ("Gö-3") in the Göttingen scyphocrinoid "colony" see Fig. 2a (**detail b; GZG 103-1-3**); (e) *Carolicrinus* cf. *barrandei*, fragment of calyx wall (see Fig. 8b; GZG 1612-477-20-109); (f-g) *Camarocrinus* cf. *subornatus*. (f) (GZG 1612-474-14-107); (g) (see Fig. 8c; GZG 1612-474-14-013). – Scale bars = 1 cm.

von einem Modell-Scyphocrinoiden mit definierten Skelett-Einheiten ergibt, dass selbst ein nicht vollständig mit Gas gefüllter Lobolith von 10 cm Durchmesser einen mehrere Meter langen Stiel mit großer Krone an der Wasseroberfläche halten konnte (Haude 1998). Die horizontale weite Verbreitung der wahrscheinlich bei Sturmereignissen abgesunkenen Linsen-förmigen Massen-Vorkommen mit Kronen von z. T. beträchtlichen Größenunterschieden in den bekannten „Kolonien“ (s. o.), sowie häufige Funde von Jungtieren (Abb. 2d, 11) zeigen außerdem eine hohe Reproduktionsrate an.

Juvenile Scyphocrinoiden und Lobolithen-Bildung

Vor allem aber können bei Cirren- und Platten-Lobolithen auf der (beim lebenden Tier) nach unten gerichteten Kugel-Kalotte, hauptsächlich im Bereich ihres Stielansatzes, mehrere kleine, angeheftete Crinoidenwurzeln mit anzeimentiertem Stielende erhalten sein, die mit dem Stielansatz des Lobolithen gleichgerichtet sind (Springer 1917: Abb. 7-10; Haude 1972: Abb. 18; 1992: Abb. 3, Taf. 1, Fig. G, H; Prokop & Petr 2001: Abb. 2, 3ff.). Sie wurden bereits von Strimple (1963) als Haftwurzeln juveniler Scyphocrinoiden – vor Ausbildung ihres Lobolithen – gedeutet. Der Stielteil von der Anheftungsstelle bis zur Ablösungsstelle des Lobolithen wäre damit vergleichbar dem

„*Pentacrinus*-Stiel“ rezenter, sekundär ungestielter Comatuliden. Für dessen Natur als post-larvaler Stiel von Scyphocrinoiden spricht der pentagonale Zentralkanal, das völlige Fehlen anderer Crinoiden in den betreffenden Schichten sowie die Tatsache, dass im Stielstumpf der Lobolithen (der v. a. bei Platten-Lobolithen regelhaft U-förmig gekrümmt und mit den Primär-Cirren stets bilateral-symmetrisch gebaut ist) das Stielende ausnahmslos als Resorptionsnarbe erscheint, die die Abbruchstelle zu einem post-larvalen Stiel sein könnte. Danach hätte sich die Scyphocrinoiden-Larve an einem driftenden Substrat festgesetzt (hier: an einem Lobolithen); der sich entwickelnde Crinoid bildete dann zunächst eine Haftwurzel aus flächigem bis ungegliedert-ästigem Stereom-Zement und einen isomorphen (aus gleichförmigen Gliedern bestehenden) Primär- oder Post-Larvalstiel. Nach beträchtlicher Größenzunahme dieses Stiels (Durchmesser bis zu 3 mm) würde dann in größerem Abstand von der Haftwurzel [gemäß bekannten Längen des Post-Larvalstiels von mehr als 8 cm (s. Haude 1972: Abb. 18)] Längenwachstum auch durch Interkalation neuer Glieder (Internodalien) zwischen die älteren einsetzen, so dass dieser Stielbereich eine heteromorphe Struktur erhalte (Wechsel von Gliedern unterschiedlicher Größe, Abb. 2d, 11). Hier erst würden sich an den Nodalien (nur an der Kelchbasis angelegten Gliedern) segmentierte Primär-Cirren und von deren vielfachen Gabelungen ausgehend der Lobolith gebildet haben [Abb. 12; s. auch Prokop & Petr (2001: fig. 1b, c)]. Nach einiger Zeit besäße der juvenile Lobolith genügend Stabilität und Gas-Inhalt, dass bei Lösung seiner Verbindung zum Post-Larvalstiel die pelagische Lebensweise des jungen Scyphocrinoiden beginnen würde.

Allerdings stehen zwei wichtige Befunde nicht im Einklang mit diesem Modell: Die Stiele fast vollständig erhaltener Jungtiere mit bereits ausgebildeten Primär-Cirren samt Lobolithenrest [auf einer marokkanischen Scyphocrinoiden-Platte im Naturhistorischen Museum Basel (Hess 1999: Abb. 110)] und die Stielreste juveniler Kronen (s. Abb. 11) sind (a) wesentlich dünner (Durchmesser ca. 1 mm) als die der meisten juvenilen Haftwurzeln (Durchmesser bis zu 3 mm) und (b) heteromorph gebaut. Danach erscheint die ontogenetische Entwicklung von Scyphocrinoiden mit direkter Lobolithen-Bildung ohne eine vorangehende angeheftete Phase mit Post-Larvalstiel plausibler (Abb. 13). Hatten angeheftete Scyphocrinoiden mit ihrem vergleichsweise dicken und wohl auch relativ langen Post-Larvalstiel vielleicht eine andere Funktion, so dass sie gar keine Lobolithen entwickelten? Für eine Klärung solcher Fragen wäre eine gezielte Suche auf vorhandenen, gut präparierten Platten erfolgversprechend.

Paläobiologische Bedeutung struktureller Veränderungen bei Lobolithen und zugehörigen Stielen

Von den beiden Lobolithen-Typen ist der Cirren-Lobolith mit Wänden aus dichtem Geflecht von Wurzel-Cirren, den vielen blasenartigen, geschlossenen Kammern und

den ganz unregelmäßig angeordneten Primär-Cirren zweifellos die ursprünglichere Bauform (Abb. 6). Das zeigt sich in den marokkanischen Tonschiefern auch in seinem erheblich früheren (ca. 70 m tieferen) Auftreten vor Scyphocrinoiden mit dem bautechnisch höher entwickelten Platten-Lobolith (Abb. 7). Bei diesem sind die ursprünglichen Cirren-Ossikel an den Oberflächen der Wände (Außenfläche des Lobolithen und Innenfläche seiner Kammern) in plattige Elemente verbreitert und nur noch in den Zwickeln der so gebildeten Doppelwand sehr dünne Cirren vorhanden. Vor allem aber werden statt der zahlreichen geschlossenen, blasenartigen Kammern bei dem Cirren-Lobolith nur noch wenige, nach unten offene Kammern gebildet, deren Öffnung sich innerhalb einer Kragen-artigen Wand jeweils in der ersten oder zweiten Gabelung der vier bis sechs(?) primären, regelhaft bilateral-symmetrisch angeordneten Wurzel-Cirren des U-förmig gekrümmten Stielendes befindet (Haude 1972: Abb. 10). Von dort aus blähen sie sich durch den Auftriebsdruck des zunehmenden Gas-Volumens in den Kammern nach oben auf.

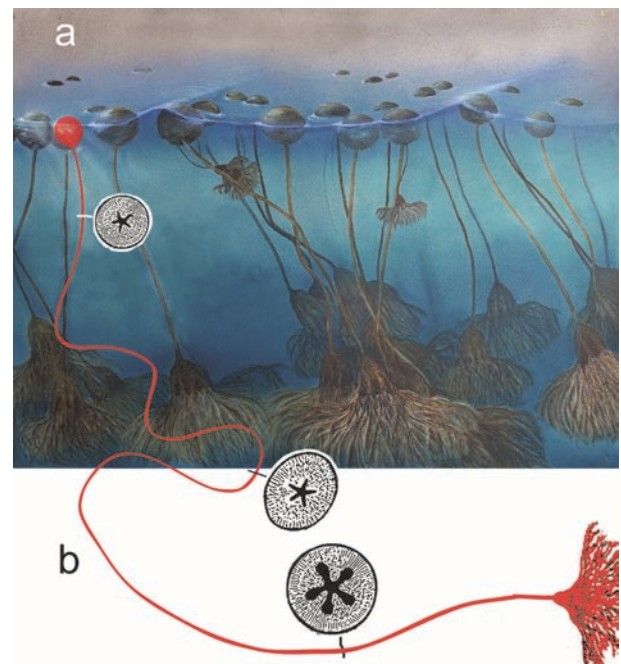


Abb. 10: (a) Lebensbild einer Scyphocrinoiden-Kolonie (Stiele aus Platzgründen stark verkürzt dargestellt; Geowissenschaftliches Museum, Universität Göttingen); (b) Modell eines Scyphocrinoiden mit realistischer Mindest-Länge des Stiels bezogen auf die berechnete Mindest-Tragkraft des eingezeichneten Lobolithen (Haude 1998); die im mittleren Stielbereich (zur Platz-Ersparnis übertrieben dargestellte) erhöhte Biegsamkeit – in einer Ebene(!) – bezieht sich auf den dort ovalen Stielquerschnitt bei Taxa mit Platten-Lobolith (vgl. Abb. 8c, d).

Fig. 10: (a) Presentation of a living scyphocrinoid "colony" (stems figured very short for practical reasons; Geoscience Museum, University of Göttingen); (b) scyphocrinoid with realistic minimal length of stem derived from the physical bearing capacity of a lobolith of the figured size (Haude 1998); the – planar(!) – flexibility of the middle part of the stem with elliptical columnals in taxa with plate lobolith (cf. Fig. 8c, d) exaggerated for size reduction of the graphic.

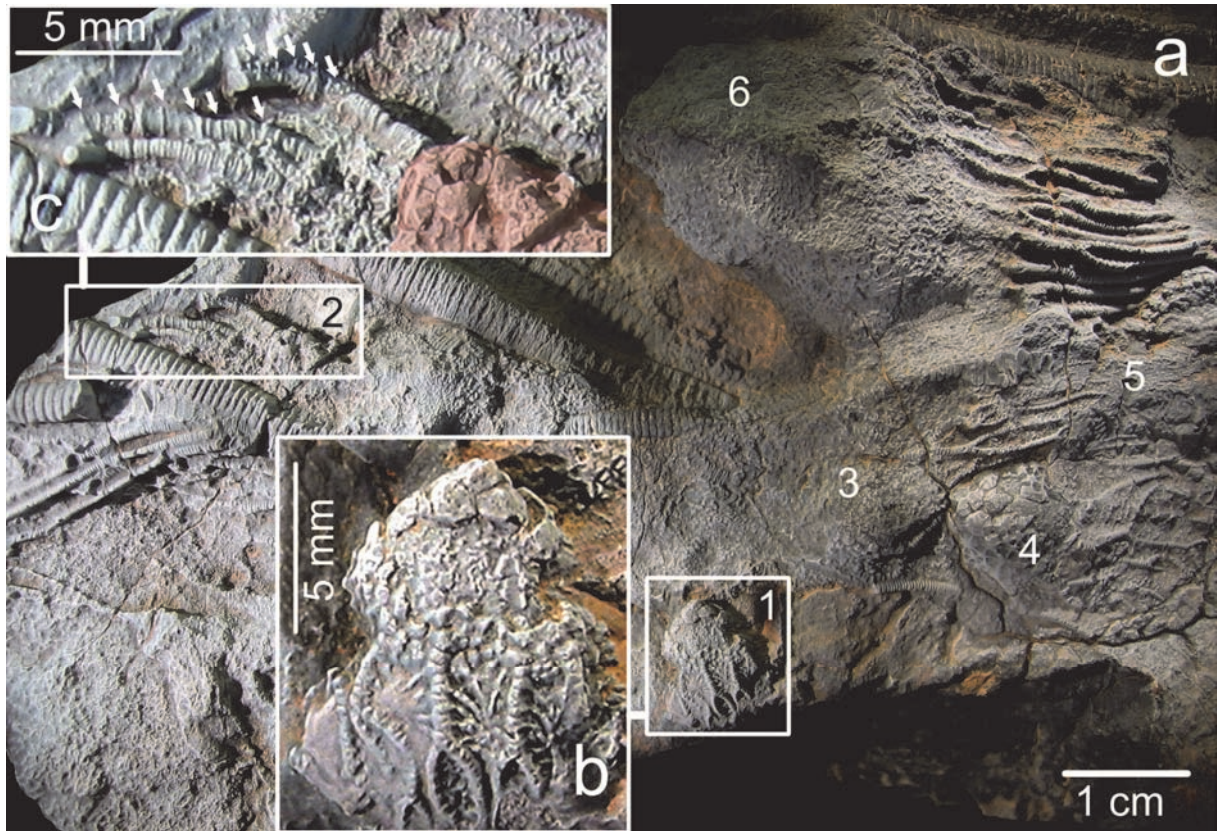


Abb. 11: (a) Mehrere juvenile Scyphocrinoiden [(?)*Scyphocrinites cf. elegans*] unterschiedlicher Größe (stärker verwittert; GZG 1612-477-11-101); (b) Krone „1“ (Rechteck) mit anscheinend noch nicht fest in die Kelchwand inkorporierten Pinnulae der Sekundibrachia; (c) juvenile, heteromorphe Stiele mit breiteren Gliedern (einige „Nodalia“: Pfeile) als mögliche Sprossungsorte von Primär-Cirren zur Anlage eines Lobolithen; „2“ zugehörige, stark verwitterte Krone (Kelchrest: farbig).

Fig. 11: (a) several juvenile scyphocrinoids [(?)*Scyphocrinites cf. elegans*] (considerably eroded; GZG 1612-477-11-101); (b) crown "1" with pinnules of secundibrachs obviously still not incorporated into the calyx wall; (c) juvenile heteromorphic stems with the broader columnals as possible "nodals" from where may develop the primary cirri and the lobolith; strongly eroded crown "2" (relict of calyx stained).

Der Platten-Lobolithen ist zweifellos auch bautechnisch „besser“; denn statt des individuellen Spitzenwachstums in jeder Cirren-Verästelung bei dem Cirren-Lobolith kann nun die bei Echinodermen typische Plattenbauweise in einer durchgehenden Epithelschicht erfolgen. Das zeigt sich auch in der wahrscheinlichen Blütephase der Scyphocrinoiden. Denn das durch das reiche Nahrungsangebot bedingte schnellere Wachstum und die daraufhin beträchtliche Größenzunahme dieser Crinoiden, erforderte auch eine entsprechende Zunahme des Auftrieb-Volumens. Die im Gelände gemessenen Cirren-Lobolithen waren zwar deutlich größer [Durchmesser von über 16 cm; möglicherweise handelt es sich bei dem von Hess (2010) erwähnten nordafrikanischen Exemplar ebenfalls um diesen Bautyp] als die zahlreicher erhaltenen Platten-Lobolithen, diese haben aber eine wesentlich dünnere, dabei festere Wand und könnten mit den nach unten offenen Kammern auch eine Ökonomisierung der (symbiontischen?) Gasproduktion andeuten. Vielleicht sind solche Verbesserungen der Bojen-Funktion auch der Grund dafür, dass vor dem Aussterben im untersten Devon nur noch Arten mit Platten-Lobolith nachgewiesen sind: Ein in der unteren Lochkov-Stufe einsetzender Wechsel der Lithofazies könnte verschlechterte Lebensbedingungen im

Oberflächenbereich andeuten, denen nur diese Scyphocrinoiden etwas länger standgehalten haben.

Zu den biotechnischen Verbesserungen der Scyphocrinoiden mit Platten-Lobolith gehört auch der ovale Querschnitt des Mittelstiels bei *Camarocrinus* und *Marboumacrinus*. Dadurch ist zwar die Biegsamkeit dort höher, jedoch nur in zweidimensionaler Ausrichtung, in der Ebene der kurzen Achse der ovalen Stielglieder. Torsionsbeanspruchungen bei Änderung der Ausrichtung eines gekrümmten Stiels, etwa infolge turbulenterer Wellenbewegung, sind aber bei der frei-hängenden Lebensweise minimal bzw. werden durch widerstandsloses Mitrotieren des Lobolithen kompensiert.

Die Bojen-Funktion des Lobolithen an der Wasseroberfläche erscheint dann problematisch, wenn die wahrscheinlich starke physiologische Belastung durch Sonnenstrahlung und Austrocknung des exponierten, über die Wasseroberfläche reichenden Teils des Lobolithen zu berücksichtigen ist. Denn wie bei allen Echinodermen bestehen die Skelettelemente der Lobolithenwand aus Stereom-Kalzit, einem schwammartig-mikroporösen Innenskelett, das von Zellgewebe durchsetzt und gewöhnlich außen von einer dünnen Epidermis bedeckt ist. Die große Zahl kleiner Skelettelemente vor allem im oberen Teil der Lo-

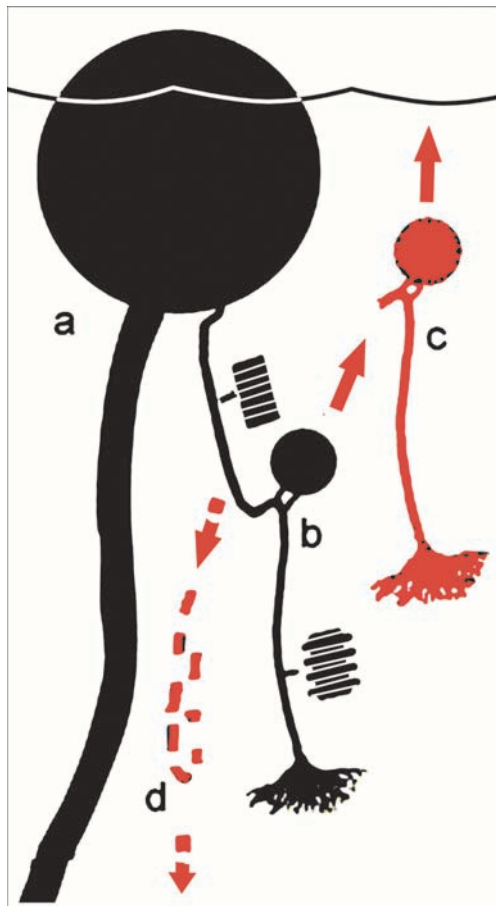


Abb. 12: Modell der Lobolithen-Bildung (hier nicht vertreten). (a) Lobolith eines adulten Scyphocrinoiden; (b) angehefteter juveniler Scyphocrinoid, am Übergang vom isomorphen Post-Larvalstiel zum heteromorphen Juvenil-Stiel Sprossung von Primär-Cirren mit Bildung eines Lobolithen an breiteren Gliedern („Nodalia“); (c) Ablösung des nun pelagisch lebenden Crinoiden; (d) Zerfall des Post-Larvalstiels.

Fig. 12: Model of lobolith development (not supported). (a) lobolith of adult scyphocrinoid; (b) attached juvenile scyphocrinoid, at the transition from isomorphic to heteromorphic growth of a juvenile stem, primary cirri at the broader columnals („nodals“?); (c) detachment of the now pelagic crinoid; (d) disintegration of the postlarval stem.

bolithenwand zeigt, dass hier verstärktes Wand-Wachstum durch Interkalation stattfand. Seilacher & Hauff (2004: Abb. 1) versuchten, dieses Problem dadurch zu lösen, dass sie eine Anpassung der Scyphocrinoiden an eine Sprungschicht in gewisser Tiefe annehmen, den Grenzbe- reich zwischen einem dichteren und weniger dichten Was- serkörper darüber. Der Lobolithen-Auftrieb sollte deshalb regulierbar gewesen sein. Außerdem hätte dadurch das dichte Armgitter der stark verzweigten Krone bei Relativ- bewegungen dieser Wasserkörper eine Schleppnetz-Funk- tion („townet filtration“) gehabt.

So plausibel eine solche Erklärung zunächst erscheint, sprechen doch mindestens zwei Gründe dagegen: (1) Die nicht selten an Lobolithen erhaltenen Wurzelstümpfe kleiner Scyphocrinoiden (s. o.) befinden sich fast aus- schließlich an der nach unten gerichteten Kalotte und dort

überwiegend im Bereich des Stielansatzes (Haude 1992: Abb. 3A, B; Taf. 1, Fig. H; Prokop & Petr 2001: fig. 1 ff.). Deren anzementierte Stielenden sind weitgehend mit dem Stielteil des Lobolithen gleichgerichtet; beim Driften an einer Sprungschicht in einiger Tiefe wäre zu erwarten, dass zumindest einige Larven auch die obere Seite besie- delt hätten. (2) Es ist höchst unwahrscheinlich, dass der Wurzelbereich eines Crinoiden je das erforderliche, höchst differenzierte physiologische Potential zum Ausgleich von Änderungen des Gasvolumens – etwa bei Schwankungen des hydrostatischen Drucks – erwerben konnte; denn schon eine geringe Volumen-Reduktion des Auftriebsmit- tels hätte Absinken zur Folge gehabt.

Es kann deshalb vorläufig nur angenommen werden, dass die Lobolithen einen irgendwie gearteten Schutz vor dem Expositionstress ihres oberen Wandbereichs besa- ßen. Immerhin zeigen viele Lobolithen gerade auf den Wandplättchen des exponierten Kalottenbereichs oft eine starke Pustulierung, bei der es sich wahrscheinlich um re- sorbierte, aus der Oberfläche der Wandplättchen heraus- getretene Spitzen ursprünglicher Cirren-Verästelungen handelt (Haude 1998: Abb. 4C); vielleicht deutet sich da- rin eine Struktur an, die einem wuchernden organischen Belag (Algen, Bakterien?) Halt bot, der die Belastung durch Strahlung verminderte bzw. diese absorbierte.

Einige Wandteile der marokkanischen Platten- Lobolithen zeigen deutliche Lücken in der äußeren Plat- tenlage der Doppelwand im Bereich der oberen Kalotte (Abb. 7d), während die Plattenlage der inneren Wand völ- lig dicht zu sein scheint. War die äußere Lage evtl. bereits frei von Stroma, der organischen Skelett-Substanz (also „tot“), so dass sie partiell als Schutzschild wirkte?

Das im oberen Bereich der marokkanischen Profile nachgewiesene, alternierende Auftreten von monospezifi- schen Scyphocrinoiden-„Kolonien“ (assoziiert entweder mit Cirren- oder mit Platten-Lobolithen) zeigt, dass diese Scyphocrinoiden-Arten lange Zeit gleichzeitig, aber in der Regel in voneinander getrennten Assoziationen gelebt ha- ben (Haude & Walliser 1998). Demnach haben dort of- fenbar normalerweise ruhige Strömungsregime in Form großräumiger Wirbel (Gyren; Prokop & Petr 2001) bei extrem günstigen Lebensbedingungen im Oberflächenbe- reich des Wassers geherrscht.

Ergebnisse

Die Scyphocrinoiden-Schichten (Grenzbe- reich Silur-Devon) in der Tafilalet-Region von SE-Marokko können in vier Conodonten-Zonen untergliedert werden. Danach treten die ersten Scyphocrinoiden in der tieferen *eosteinbor- nensis* s. l.-Zone auf, einige Meter darüber folgen weitere Formen, die in der Unteren und Oberen *detortus*-Zone der obersten Pridoli-Stufe zwei- bis dreimal alternieren; die letzten reichen bis in die *hesperius*-Zone der untersten Lochkov-Stufe.

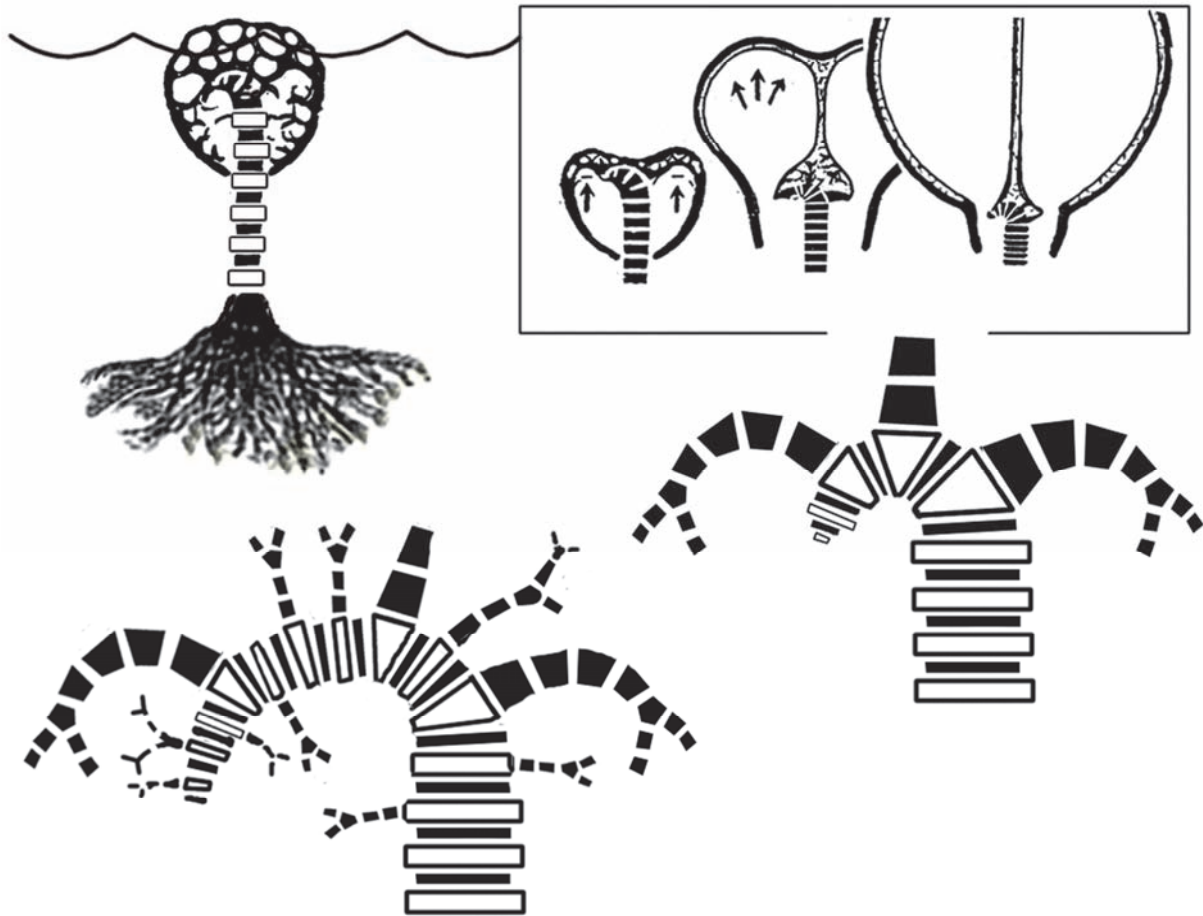


Abb. 13: Modell der direkten Lobolithen-Bildung ohne längeres Wachstum nach der Larvalphase. (a) Juveniler Scyphocrinoide mit Cirren-Lobolith an einem kurzen heteromorphen Stiel; (b) Stielansatz eines Cirren-Lobolithen mit unregelmäßig an „Nodalia“ gesprossenen Primär-Cirren; (c) Stielansatz eines Platten-Lobolithen mit regelmäßig (hier nicht dargestellt) bilateral-symmetrisch an dem jeweils übernächsten „Nodale“ paarig gesprossenen Primär-Cirren; (d) Aufblähung (hier: bei einem Platten-Lobolithen) durch Auftriebsdruck bei Kammer-interner Gas-Produktion.

Fig. 13: Model of direct lobolith development without growth of a longer post-larval stem. (a) juvenile scyphocrinoid with cirrus lobolith developing at a short heteromorphic stem; (b) distal stem with irregular growth of primary cirri of a cirrus lobolith; (c) distal stem with regular growth (of pairs, not shown) of primary cirri at every second "nodal"; (d) inflation (here: in a plate lobolith) by hydrostatic stress induced by increasing gas contents within basally open chambers.

Die lagenweise weite Verbreitung, chaotische Lagerung und dichte Packung der Scyphocrinoiden-Skelettteile über vollständig erhaltenen Kronen auf der Unterseite, die an Tonschiefer grenzt, sind wahrscheinlich die Folge von Sturmweather-Ereignissen: Durch das Abbrechen der Lobolithen als Schwimmbojen zahlreicher, eng benachbart driftender und wahrscheinlich durch lange Algenteile zusammen gehaltener Scyphocrinoiden müssen solche „Kolonien“ ihren Gesamt-Auftrieb verloren haben und abgesunken sein.

Da die einzelnen Scyphocrinoiden-Lagen meist durch einige Dezimeter bis mehrere Meter dicke Ton-/Alaunschiefer getrennt sind, kam es bei ihrem seit Jahren umgehenden Abbau in der Regel nicht zu sekundärer Vermischung der im Aushub zurück gelassenen Reste. Dadurch können taxonomisch wichtige Skelettteile ausgewertet und hinreichend sicher systematisch zugeordnet werden. So

gehören die Scyphocrinoiden-Teile einer Lage jeweils nur einer Gattung bzw. Art an. Das zeigte sich schon im Gelände an den gut unterscheidbaren Cirren- und Platten-Lobolithen und deren zerfallenen Resten, die dort nie zusammen in der gleichen Lage vorkommen. Die in den untersuchten Profilen festgestellten Assoziationen von Lobolithen-Typen mit bestimmten Kronen-Taxa bestätigen frühere Ergebnisse in überregionalen Vorkommen. Danach hatten die Gattungen *Scyphocrinites* und *Carolicrinus* einen Cirren-Lobolithen, *Marhoumacrinus* und *Camarocrinus* einen Platten-Lobolithen. Eine Familie Marhoumacrinidae Prokop & Petr, 1987, die auch mit *Carolicrinus* begründet wurde (weil diese Autoren dort einen zugehörigen Platten-Lobolithen vermuteten), ist deshalb irreführend (s. Diskussion in Haude 1999).

Wegen der oft nur fragmentarischen Erhaltung der aufgesammelten Kronen und auch der z. T. beträchtlichen

morphologischen Variabilität im Kelchbau, die sowohl in einzelnen Kelchen, als auch in großen Kolonien, etwa der Göttinger Scyphocrinoiden-Platte zu beobachten ist, erweist sich die genauere Bestimmung der Scyphocrinoiden z. T. als problematisch. So sind die Strukturen im höheren Kelchbereich bei Resten von *Carolicrinus* und *Marhoumacrinus*, sowie bei *Scyphocrinites* und *Camarocrinus* z. T. recht ähnlich. Sie lassen sich aber – bei Ausschluss biostratonomischer Vermischung verschiedener Formen – anhand der Assoziation mit jeweils typischen Lobolithen- und Stielteilen mit hinreichender Sicherheit taxonomisch differenzieren.

Die günstigen Lebensverhältnisse im Plankton-reichen Oberflächenwasser ermöglichten auch eine hohe Reproduktionsrate. Die oft zahlreich an gut erhaltenen Lobolithen anzementierten Haftwurzeln von Jungtieren scheinen anzuzeigen, dass die Scyphocrinoiden erst nach einer längeren gestielten Juvenil-Phase einen eigenen Lobolithen entwickelten. Gegen dieses Modell spricht aber, dass die Stiele von Jungtieren mit bereits ausgebildetem Lobolith bzw. Primär-Cirren deutlich dünner sind als der Stielrest vieler Haftwurzeln. Außerdem sind die Stiele aller an einem Lobolithen haftenden Wurzeln juveniler Individuen isomorph, während die Stielreste freier juveniler Individuen heteromorph sind. Deshalb ist eine direkte Entwicklung wahrscheinlicher, bei der der Lobolith bereits sehr früh mit der Anlage von Primär-Cirren an Nodal-Gliedern beginnt.

Danksagung

Frank Wiese und Mike Reich (Göttingen) sorgten mit konstantem – dabei abnehmend mildem – redaktionellem Druck für die Fertigstellung des Manuskripts. Rainer Brocke (Frankfurt/M.) übermittelte wichtige Daten zur Sedimentologie im böhmischen Typusgebiet der Silur/Devon-Grenze. Helga Groos-Uffenorde (Göttingen) stellte die Conodonten-Proben, sowie Karten und Schrifttum aus dem Nachlass O. H. Walliser bereit und eliminierte Fehler in einer früheren Fassung des Manuskripts. Cornelia Hundertmark (Göttingen) lieferte das Foto der Göttinger Scyphocrinoiden-Platte. Jan Bohatý (Wiesbaden) und ein anonymes Referent trugen durch zahlreiche konstruktive Hinweise wesentlich zur Verbesserung der Ausführungen bei. – Allen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt.

Literaturverzeichnis

Alleman, V. (1958): Contribution à la connaissance morphologique et paléobiologique du genre *Scyphocrinites* Zenker, 1833 (Crinoidea Camerata). *Mémoire de Licence, Institut de Paléontologie Animale, Année académique 1957-1958, Université de Liège*. vi + 44 pp.

Baumiller, T. K. (2002): Multi-snail infestation of Devonian crinoids and the nature of platyceratid-crinoid interactions. *Acta Palaeontologica Polonica* **47** (1): 133-139.

Beyer, A. K. (1952): Zur Stratigraphie des oberen Gotlandiums in Mitteleuropa. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Greifswald (Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe)* [1951/1952] (1): 1-33.

Chen Zhong-tai & Yao Ji-hui (1990): First discovery of *Scyphocrinites* in China. *Acta Palaeontographica Sinica* **29**: 228-236.

Chlupáč, I. & Vacek, F. (2003): Thirty years of the first international stratotype: The Silurian-Devonian boundary at Klonek and its present status. *Episodes* **26** (1): 10-15.

Corradini, C. & Corrigan, M. G. (2012): A Prídolí–Lochkovian conodont zonation in Sardinia and the Carnic Alps: implications for a global zonation scheme. *Bulletin of Geosciences* **87** (4): 635-650.

Corradini, C.; Corrigan, M. G. & Männik, P. (2013): Revised conodont stratigraphy of the Silurian of Cellon, Carnic Alps. In: Lindskog, A. & Mehlqvist, K. (eds.): *Proceedings of the 3rd IGCP 591 Annual Meeting, Lund, Sweden, 9-19 June 2013*: 69-70.

Corrigan, M. G.; Corradini, C.; Haude, R. & Walliser, O. H. (2013): Conodont and crinoid stratigraphy of the upper Silurian and Lower Devonian scyphocrinoid beds of Tafilalt, southeastern Morocco. *GFF* **136** (1): 65-69. <http://dx.doi.org/10.1080/11035897.2013.862849>

Hall, J. (1879): Notice of some remarkable crinoidal forms from the Lower Helderberg group. *New York State Museum, Annual Report* **28**: 205-210.

Haude, R. (1972): Bau und Funktion der *Scyphocrinites*-Lobolithen. *Leithaia* **5** (1): 95-125. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.1972.tb00844.x>

Haude, R. (1981): Mechanik, Morphogenese und palökologische Bedeutung der "Pelmatozoen"-Stiele. In: Reif, W. (Hrsg.): *Funktionsmorphologie. Paläontologische Kursbücher* **1**: 187-203.

Haude, R. (1989): The scyphocrinoids *Carolicrinus* and *Camarocrinus*. In: Jahnke, H. & Shi, Y.: *The Silurian–Devonian boundary strata and the Early Devonian of the Shidian-Baoshan area* (W. Yunnan, China). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **110**: 170-178.

Haude, R. (1992): Scyphocrinoiden, die Bojen-Seelilien im hohen Silur–tiefen Devon. *Palaeontographica (A: Paläozoologie, Stratigraphie)* **222**: 141-187.

Haude, R. (1998): Seelilien mit Schwimboje: Die Scyphocrinoiden. *Fossilien* **15** (4): 217-225.

Haude, R. (1999): Phylogeny of scyphocrinoids (U. Silurian - L. Devonian) with respect to their extraordinary root construction. In: Candia Carnevali, M. D. & Bonasoro, F. (eds.): *Echinoderm Research 1998. Proceedings of the 5th European Conference on Echinoderms, Milan 7-12 September 1998*. Rotterdam (A. A. Balkema): 279-284.

Haude, R.; Jahnke, H. & Walliser, O. H. (1994): Scyphocrinoiden an der Wende Silur/Devon. *Aufschluß* **45** (2): 49-55.

Haude, R. & Walliser, O. H. (1998): Conodont-based Upper Silurian - Lower Devonian range of scyphocrinoids in SE-Morocco. In: Gutiérrez-Marco, J. C. & Rábano, I. (eds.): *Proceedings of the 6th International Graptolite Conference & 1998 Field Meeting IUGS Subcommission on Silurian Stratigraphy*. ITGE Temas Geológico-Mineros **23**: 94-96.

Hess, H. (1999): Scyphocrinitids from the Silurian-Devonian boundary of Morocco. In: Hess, H.; Ausich, W. I.; Brett, C. E. & Simms, M. J. (eds.): *Fossil crinoids*. Cambridge (University Press): 93-102.

Hess, H. (2010): Paleoecology of pelagic crinoids. In: Selden, P. (ed.) & Ausich, W. (coord. author): *Treatise-online, T* (revised), **1** (16): 1-33.

Hollard, H. (1962): État des recherches sur la limite Siluro-Devonienne dans le sud du Maroc. In: Erben, H. K. (ed.): *2. Internationale Arbeitstagung über die Silur/Devon-Grenze und die Stratigraphie von Silur und Devon, Bonn – Bruxelles 1960. Symposiums-Band*. Stuttgart (E. Schweizerbart): 95-97.

- Hollard, H. (1977): Le domaine de l'Anti-Atlas au Maroc. In: Martinsson, A. (ed.): *The Silurian-Devonian boundary. Final report of the Committee on the Silurian-Devonian Boundary within IUGS Commission on Stratigraphy and a state of the art report for Project Ecostratigraphy. IUGS Series A 5*. Stuttgart (E. Schweizerbart): 168-194.
- Horný, R.J. (2000): Mode of life of some Silurian and Devonian platyceratids. *Bulletin of Geosciences* **75** (2): 135-143.
- Jaeger, H. (1962): Das Silur (Gotlandium) in Thüringen und am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges (Kellerwald, Marburg, Giessen). In: Erben, H. K. (ed.): *2. Internationale Arbeitstagung über die Silur/Devon-Grenze und die Stratigraphie von Silur und Devon, Bonn – Bruxelles 1960. Symposiums-Band*. Stuttgart (E. Schweizerbart): 108-135.
- Jahnke, H. & Shi, Y. (1989): The Silurian-Devonian boundary strata and the Early Devonian of the Shidian-Baoshan area (W. Yunnan, China). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **110**: 137-193.
- Légrand, P. (1962): Connaissances acquises sur la limite des systèmes Siluriens et Dévoniens au Sahara septentrional. In: Erben, H. K. (ed.): *2. Internationale Arbeitstagung über die Silur/Devon-Grenze und die Stratigraphie von Silur und Devon, Bonn – Bruxelles 1960. Symposiums-Band*. Stuttgart (E. Schweizerbart): 151-159.
- Massa, D.; Combaz, A. & Manderscheid, G. (1965): Observations sur les séries siluro-dévoniennes des confins algéro-marocains du Sud. *Notes et Mémoires de la Compagnie Française des Pétrôles* **8**: 188 pp.
- Plodowski, G. (1996): Das Exponat des Monats: Eine Platte mit 44 Kronen freischwimmender Seelilien aus Marokko. *Natur und Museum* **126** (5): 165-167.
- Poueyto, A. (1952): Terrains Gothlandiens. In: Alimen, A.; Le Maitre, D.; Menchikoff, N.; Petter, G. & Poueyto, A.: *Les chaînes d'Ougarta et la Saoura. 19. Congrès Géologique International, Monographies Regionales 1, Algérie* **15**: 37-47.
- Prokop, R. J. & Petr, V. (1986): Revision of Superfamily Melocrinitacea d'Orbigny, 1852 (Crinoidea, Camerata) in Silurian and Devonian of Bohemia. *Sborník Národního Muzea v Praze (B)* **42** (3/4): 197-219.
- Prokop, R. J. & Petr, V. (1987): *Marboumacrinus legrandi*, gen. et sp. n., (Crinoidea, Camerata) from Upper Silurian - Lowermost Devonian of Algeria. *Sborník Národního Muzea v Praze (B)* **43**: 1-14.
- Prokop, R. J. & Petr, V. (1994): A note on the phylogeny of scyphocrinitid crinoids. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* **[1992]** (1/2): 31-36.
- Prokop, R. J. & Petr, V. (2001): Remarks on palaeobiology of juvenile scyphocrinitids and marhoumacrinids (Crinoidea, Camerata) in the Bohemian uppermost Silurian and lowermost Devonian. *Journal of the Czech Geological Society* **46** (3-4): 259-268.
- Ray, B.S. (1980): A study of the crinoid genus *Camarocrinus* in the Hunton group of Pontotoc County, Oklahoma. *Baylor Geological Studies, Bulletin* **39**: 6-16.
- Reed, F. R. C. (1906): The Lower Palaeozoic fossils of the northern Shan states, Burma. *Palaeontologia Indica (N. S.)* **2** (3): 1-154.
- Reed, F. R. C. (1917): Ordovician and Silurian fossils from Yunnan. *Palaeontologia Indica (N. S.)* **6** (3): 1-84.
- Schuchert, C. (1904): On Siluric and Devonian Cystidea and *Camarocrinus*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **47**: 201-272.
- Seilacher, A. & Hauff, R. (2004): Constructional morphology of pelagic crinoids. *Palaios* **19** (1): 3-16. [http://dx.doi.org/10.1669/0883-1351\(2004\)019<0003:CMOPC>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019<0003:CMOPC>2.0.CO;2)
- Springer, F. (1917): On the crinoid genus *Scyphocrinus* and its bulbous root, *Camarocrinus*. *Smithsonian Institution, Publication* **2440**: 74 pp.
- Strimple, H. L. (1963): Crinoids of the Hunton Group (Devonian-Silurian) of Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey, Bulletin* **100**: 169 pp.
- Waagen, W. & Jahn, J. (1899): Classe des échinodermes, famille des crinoïdes. In: Barrande, J. (ed.): *Système Silurien du Centre de la Bohême. I: Recherches Paléontologiques, 7, Classe des Echinodermes* **2**: 215 pp.
- Yakovlev, N. N. (1953): O nakhodke lobolitov v SSSR i o biologicheskom znachnii ikh. [Über die Entdeckung von Lobolithen in der UdSSR und deren biologische Bedeutung]. *Vsesoyuznyi Paleontologicheskii Obschch Ezhegodnik* **14**: 18-37.
- Zenker, J. C. (1833): Organische Reste (Petrefacten) aus der Altenburger Braunkohlen-Formation, dem Blankenburger Quadersandstein, jenaischen bunten Sandstein und böhmischen Übergangsgebirge. *Beiträge zur Naturgeschichte der Urwelt*. Jena (F. Mauke): 1-67.

Cite this article: Haude, R.; Corrigan, M. G.; Corradini, C. & Walliser, O. H. (2014): Bojen-Seelilien (Scyphocrinitidae, Echinodermata) in neu-datierten Schichten vom oberen Silur bis untersten Devon Südost-Marokkos. In: Wiese, F.; Reich, M. & Arp, G. (eds.): "Spongy, slimy, cosy & more...". Commemorative volume in celebration of the 60th birthday of Joachim Reitner. *Göttingen Contributions to Geosciences* **77**: 129–145.

<http://dx.doi.org/10.3249/webdoc-3924>
