



Paléontologie systématique  
(Paléontologie des Invertébrés)

## Nouvelles espèces d'*Ancyrocrinus* et d'*Ammonicrinus*, crinoïdes à pédoncule spécialisé du Dévonien armoricain (Brest, France)

Jean Le Menn <sup>a,\*</sup>, Pierre Alain Jaouen <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de paléontologie, UMR 6538, 6, av. Le-Gorgeu, 29825 Brest, France

<sup>b</sup> Rue des Korrigans, 29340 Riec-sur-Bélon, France

Reçu le 19 novembre 2002 ; accepté le 23 avril 2003

Présenté par Philippe Taquet

### Résumé

La découverte des plus anciennes ancrs d'*Ancyrocrinus*, *A. crozonensis* n. sp., à symétrie tétramère, dans l'Eifélien inférieur armoricain modifie considérablement le schéma évolutif admis antérieurement et pose le problème du passage de la symétrie tétramère à la symétrie pentamère des dispositifs de fixation des ancyrocrinoïdes. La présence d'une nouvelle espèce d'*Ammonicrinus*, *A. kerdreoletensis* n. sp., dans l'Emsien supérieur, suggère une origine nord-gondwanienne pour ce genre. Les structures hautement spécialisées de son pédoncule, très caractéristiques du genre y sont déjà réalisées. **Pour citer cet article :** *J. Le Menn, P.A. Jaouen, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS pour l'Académie des sciences. Tous droits réservés.

### Abstract

**New species of *Ancyrocrinus* and *Ammonicrinus*, crinoids, crinoids with specialized stem from the Armorican Devonian (Brest, France).** The discovery of the oldest tetrameral graptolites of *Ancyrocrinus*, *A. crozonensis* n. sp., in the Lower Eifelian modifies considerably the previous evolutionary scheme and sets the problem of the transition from tetrameral to pentameral symmetry in the ancyrocrinid holdfasts. The presence of a new species of *Ammonicrinus*, *A. kerdreoletensis* n. sp., in the Upper Emsian suggests a North-Gondwanan origin of the genus. Its highly specialized structure of the stem, characteristic of the genus, was developed earlier than previously recognized. **To cite this article:** *J. Le Menn, P.A. Jaouen, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS pour l'Académie des sciences. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Crinoïdes ; *Ancyrocrinus* ; *Ammonicrinus* ; Dévonien ; Massif armoricain ; France

**Keywords:** Crinoids; *Ancyrocrinus*; *Ammonicrinus*; Devonian; Armorican Massif; France

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [Jean.Le-Menn@univ-brest.fr](mailto:Jean.Le-Menn@univ-brest.fr) (J. Le Menn).

## Abridged English version

### Introduction

Two main functions are performed by the crinoid stem: uplift of the crown above the sea floor and anchorage by its distal end on the substrate. During the Phanerozoic, crinoids developed trends toward a free mode of living by discarding their initial root [2, 3, 17]. Secondary anchoring devices such as grappnels were achieved in the genus *Ancyrocrinus* by secretion of secondary stereom around a distal nodal and the attached proximal parts of cirri (Fig. 1B). In the Middle Devonian, grappnels display two types of symmetry: (1) tetrameral in *A. bulbosus* Hall, found exclusively in the northeastern American platform [4, 5, 12] and (2) pentameral in *A. armoricanus* Morzadec, limited to the Ibero-Armorican domain [9, 11, 13]. The tetrameral grappnels from the Lower Eifelian of the western part of Armorican Massif and the consequences of their discovery are described here.

In the course of Evolution, some crinoid genera in Palaeozoic subclasses underwent significant changes in stem morphology related to the protection of the crown. These highly modified crinoids, called 'unusual forms' [17], develop dense cirri on the proximal stem and/or crescentic columnals allowing the stem to coil around the crown. Such a protection was realized in the Middle Devonian *Ammonicrinus* (Fig. 1A) from Germany and Poland [5, 7, 8, 16–18, 20]. A stem fragment discovered in the Upper Emsian of the Armorican Massif represents the first stage of adaptation to the protective function of the column. We assign this fragment to a new species older than previously known species from the northern Gondwana margin. A reappraisal of *Ammonicrinus* palaeobiogeography through the Latest Emsian and Middle Devonian becomes necessary.

### Geological setting

Specimens were discovered by P.A. Jaouen in two outcrops, in the vicinity of Brest, in the western part of the Armorican Massif (Fig. 2). The stem fragment of *Ammonicrinus kerdreoletensis* n. sp. was collected in the lower part of the Kerdréolet Formation. This formation is composed mostly of shales, in which a few limestones are interbedded at the base, and which contain nodules in their upper part. The faunal assemblages contain benthic elements (crinoids, brachiopods, tabulates, trilobites) in the basal part, while pelagic groups (goniatites, dactyloconarids) become more frequent in higher beds. Conodonts from the Kerdréolet Formation belong to the *patulus* Biozone of the Late Emsian [14, 15].

The grappnels of *Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. were found in the middle part of the Saint-Fiacre Formation. The facies and faunal assemblages are very similar to those of the Kerdréolet Formation: mainly shales containing a few limestone beds and nodules becoming more abundant in the upper part. An Early Eifelian age has been assigned to the Saint-Fiacre Formation on the conodont assemblage that belongs to the *costatus* Biozone [14, 15].

The grappnels of *Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. were found in the middle part of the Saint-Fiacre Formation. The facies and faunal assemblages are very similar to those of the Kerdréolet Formation: mainly shales containing a few limestone beds and nodules becoming more abundant in the upper part. An Early Eifelian age has been assigned to the Saint-Fiacre Formation on the conodont assemblage that belongs to the *costatus* Biozone [14, 15].

### Systematics

All described and figured specimens are housed in the collections of the Palaeontological Laboratory of the University of Brest (France).

Subclass Cladida Moore & Laudon, 1943

Family Botryocrinidae Bather, 1899

Genus *Ancyrocrinus* Hall, 1862

Type species *Ancyrocrinus bulbosus* Hall, 1862

*Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. (Fig. 3)

**Diagnosis.** Anchor with tetrameral symmetry; central body short, regular; secondary stereom limited to the central body and the proximal part of the cirri; spurs short, circular in section; articular facet of the central body concave, with a subcircular outline.

**Description.** Medium- to small-sized grappnels: length of central body from 6.2 to 11.7 mm for a diameter from 6.8 to 10.8 mm; central body short to weakly elongated at the distal end. Four spurs inserted at the same level on the central body; spurs short, circular in section with a vertically elongated lumen. Subcircular articular facet depressed on the upper side of the central body. Articular structures and lumen shape unknown.

**Discussion.** The tetrameral symmetry of *Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. is similar to the North-American type species *A. bulbosus*. Comparisons of the two taxa show that the stem of *A. crozonensis* n. sp. probably articulates on the facet of the central body and also that the stem segment above the grappnel was not incorporated into the holdfast by secondary stereom secretion as in *A. bulbosus*. In addition, *A. crozonensis* n. sp. has a subcircular facet, a more regular global shape of the central body and spurs.

**Stratigraphical and geographical distribution.** Saint-Fiacre Formation, *costatus* Biozone, Lower Ei-

felian; Saint-Fiacre section (beds SF26), Crozon (Finistère, France), Armorican Massif.

Subclass Flexibilia Zittel, 1895

Family Lecanocrinidae Springer, 1913

Genus *Ammonicrinus* Springer, 1926

Type species *Ammonicrinus wanneri* Springer, 1926

*Ammonicrinus kerdreoletensis* n. sp. (Fig. 4)

**Diagnosis.** Middle part of the column composed of wide and moderately thick columnals; development of tuberculated and spatulated apophysis at the junction of the upper and lateral edges; lateral sides short with sharp tips.

**Description.** The unique specimen is a stem fragment of an external mould composed of the first distal columnal and the inflated middle part bent like a hook at the proximal end (Fig. 4A). Distal columnal, long and cylindrical with deeply depressed facet, followed by a conical ossicle bearing an adjacent elliptical columnal with two lateral expansions, as in *A. kongieli* Piotrowski [16]. The width of the column increases from the distal limit to reach the maximum (18 mm) in the middle part, decreasing then slightly in the recurved segment. Upper surface of the enlarged column smooth or finely striated, slightly depressed between the lateral apophysis (Fig. 4B). Apophysis originates on the lateral third of the columnal width; they are spatulated, inflated, and ornamented with rounded tubercles (Fig. 4B). Lateral sides short with sharp tips (Fig. 4C). External side of columnals convex and separated by deep intercolumnal suture; external length of crescentic columnal between 1.5 to 2.5 mm. Proximal part of stem and crown unknown.

**Discussion.** The new species differs from previously described taxa in having moderately thick columnals and the development of lateral apophysis. Another important character that discriminates *A. kerdreoletensis* n. sp. from other species is the absence of cuneiform columnals in the middle part of the stem. Such a character is also indicative of morphofunctional differences in the coiling of the column. The cuneiform ossicles are often inserted in the curved zone of the stem allowing a rapid and tight coil, but then limited movements as in Middle Devonian species [1, 5–8, 16–18, 20, 21]. The absence of the cuneiform columnals is consistent with a loose spiral coiling of the stem around the crown or a protection of the proximal column segment with the crown recurved against the inner side of the loop.

### Stratigraphical and geographical distribution.

Kerdreole Formation, *patulus* Biozone, Upper Emsian. The species is the earliest representative of the genus, only known in the Kerdreole section (beds K2); L'Hopital-Camfrout (Finistère, France).

### Evolution and palaeobiogeography

Discovery of the tetrameral grappels in the Armorican Middle Devonian modifies considerably the evolutionary scheme of *Ancyrocrinus* formerly proposed by McInstosh and Schreiber [12]. These authors suggested that the Lower Devonian species, *Ancyrocrinus quinquepartitus* Goldring, gave rise in the Middle Devonian to the tetrameral grappel of *A. bulbosus* in northeastern America. The pentameral symmetry was maintained throughout the Middle Devonian in the Ibero-Armorican species *A. armoricanus*. The tetrameral grappels found in Brittany are the oldest tetrameral forms recognized, so that the evolutionary lineages and migration routes must be reconsidered. The tetrameral species preceding the pentameral symmetry rises also the question of the transition from *A. crozo-nensis* n. sp. to *A. armoricanus*. The genus *Ancyrocrinus* is a botryocrinitid that differs from *Botryocrinus* by the composition of the infrabasal circlet reduced to four plates. The infrabasal plate DE is larger than the others as the result of fusion of the C and E plates [4, 12]. The tetrameral symmetry extends down to the distal part of the stem. Thus, the pentameral grappel of *A. armoricanus* probably belongs to a normal botryocrinitid with a five-plated infrabasal circlet as in *Botryocrinus*. Analogies in facet articulation of *Botryocrinus convexus* and *A. armoricanus* were previously pointed out [9, 11]. These observations lead to the conclusion that the two types of holdfast probably belong to two different genera of botryocrinitids.

The occurrence of *Ammonicrinus* in the Upper Emsian of the Armorican Massif suggests a North-Gondwanan origin of the genus, followed by a migration through the Rheic Ocean in the Middle Devonian to the southern border of Laurussia (Germany, Poland). Morphological characteristics of the genus are still realized in the stem of *A. kerdreoletensis* n. sp. The first stages of the adaptation may have appeared in the Early and Lowermost Late Emsian in a flexible with a highly xenomorphic column. The structure of *A. kerdreoletensis* n. sp. remains simple, without a cuneiform columnal which is indicative of a coiling ability, less advanced than in the Middle-Devonian species. A fixed mode of life, similar to that of *A. sulcatus* (Fig. 1A) may be

inferred [1, 19–21] for *A. kerdreoletensis* n. sp. with the distal midcolumn unrolled. The highest grade of adaptation for protection of the crown is achieved in *A. wanneri*, where the distal part of the stem is lost [8, 17, 18, 21], whereas a stem attachment to the substrate is retained in the contemporaneous or younger species *A. sulcatus* and *A. kongieli* from the lower Givetian of Poland [7, 16].

## 1. Introduction

Le pédoncule des crinoïdes assure les fonctions de support de la couronne et de fixation de l'organisme sur le fond marin. Tout au long du Phanérozoïque, de nombreux groupes ont développé une tendance à se libérer du substrat par la perte de la partie distale du pédoncule et/ou la constitution d'organes d'ancrage secondaire [2, 3, 17]. Le pédoncule d'*Ancyrocrinus* se termine par une ancre à symétrie tétramère (*A. bulbosus* Hall) ou pentamère (*A. quinquepartitus* Goldring, *A. armoricanus* Morzadec). Ces ancres s'élaborent par la sécrétion de stéréome secondaire sur une portion distale du pédoncule, autour d'une nodale et sur la partie proximale des cirres (Fig. 1B). Au Dévonien moyen, la répartition de la forme tétramère semblait limitée à la plate-forme est-américaine [4, 5, 12], tandis que les ancres pentamères n'étaient représentées que dans le domaine ibéro-armoricain [9, 11, 13]. La découverte d'ancres tétramères dans la partie occidentale du Massif armoricain nous amène à reconsidérer les données paléobiogéographiques ainsi que les modalités évolutives.

Les modifications les plus profondes se rencontrent chez les crinoïdes, dont le pédoncule assure la protec-

tion de la couronne par enroulement autour de celle-ci. Ces transformations aboutissent à des morphologies très spécialisées, dénommées *unusual forms* [17], par le développement de cirres dans la partie proximale et/ou de columnales crescentiformes à expansions latérales. Le stade le plus avancé de ce type de spécialisation se rencontre chez le Flexibilia *Ammonicrinus* (Fig. 1A), dont le pédoncule s'élargit dans la partie moyenne et s'enroule en une spirale involute, rappelant la forme de coquille d'ammonoïde en vue latérale [6–8, 17–20]. Ce crinoïde n'était connu que par un petit nombre d'exemplaires complets provenant de régions de la bordure sud-laurussienne : Eifel, Sauerland (Allemagne), Monts de Sainte-Croix (Pologne). Leur répartition verticale s'échelonne de la base de l'Eifélien supérieur au Givétien inférieur. La découverte d'une nouvelle espèce, *A. kerdreoletensis* n. sp. dans l'Emsien supérieur apporte des données sur les premiers stades de l'adaptation du pédoncule d'*Ammonicrinus*.

## 2. Cadre géologique

Le matériel découvert par l'un d'entre nous (P.A. Jaouen) provient de deux localités de la rade de Brest (Fig. 2). L'exemplaire d'*A. kerdreoletensis* n. sp. a été recueilli dans la partie inférieure de la formation de Kerdréolet [14]. La formation se compose de schistes dans lesquels s'intercalent des bancs calcaires localisés dans la partie basale, puis des lits calcaireux contenant des accumulations de tests d'invertébrés benthiques. Les sédiments et l'étude taphonomique indiquent un environnement calme. La partie supérieure de la formation, à dominante schisteuse, comporte des horizons de nodules siliceux ou calcaireux contenant des organismes pélagiques (goniatites et dacryoconarides) associés à une faune benthique appauvrie. D'après l'étude des conodontes, la base de la formation de Kerdréolet appartient à la Biozone à *patulus* de l'Emsien supérieur [14, 15].

Les ancres d'*Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. ont été découvertes dans la partie moyenne de la formation de Saint-Fiacre (Fig. 2). Cette unité lithologique se présente sous un faciès très proche de celui de la formation de Kerdréolet. Dans un ensemble à dominante schisteuse, s'intercalent des niveaux calcaires sous forme de petits bancs bioclastiques, souvent lenticulaires, ou de nodules calcaireux. La partie inférieure de la formation se caractérise par des horizons à faune essentiellement benthique (brachiopodes, crinoïdes,

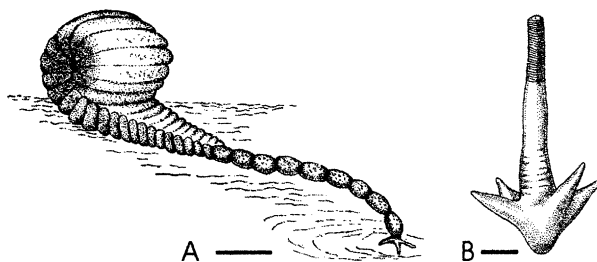


Fig. 1. **A.** Reconstitution d'*Ammonicrinus sulcatus* en position de vie ; échelle : 0,5 mm (d'après Piotrowski, [16]). **B.** Partie distale du pédoncule et ancre d'*Ancyrocrinus bulbosus*; échelle : 10 mm (d'après Ubahgs, [19]).

Fig. 1. **A.** Reconstruction of *Ammonicrinus sulcatus* in life position; scale bar: 0.5 mm (after Piotrowski, [16]). **B.** Distal part of the stem and grapple of *Ancyrocrinus bulbosus*; scale bar: 10 mm (after Ubahgs, [19]).



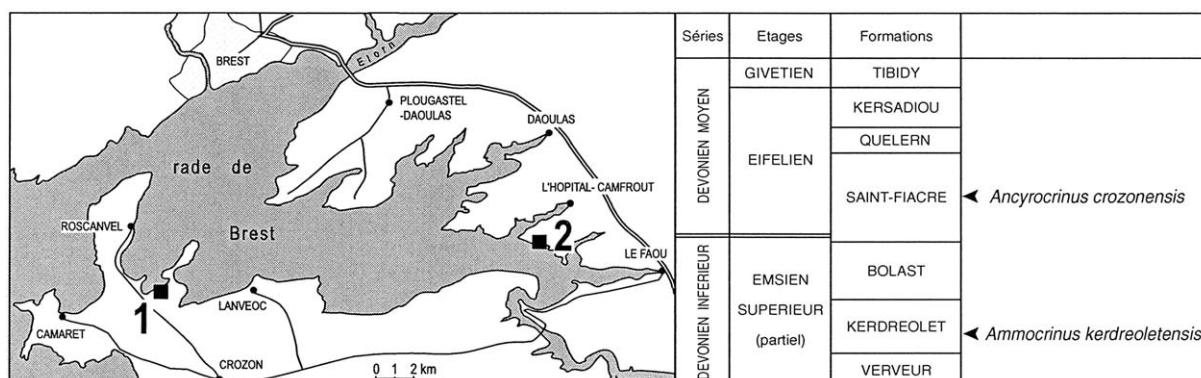


Fig. 2. Carte de localisation des affleurements : (1) coupe de Saint-Fiacre, (2) coupe de Kerdréolet ; tableau stratigraphique de l'Emsien supérieur au Givétien basal et répartition des deux espèces.

Fig. 2. Map of the outcrops locations. 1: Saint-Fiacre section, 2: Kerdréolet section; stratigraphical table from the Upper Emsian to the basal Givetian and distribution of the two species.

coraux, bryozoaires) ; les éléments pélagiques (céphalopodes, dacroconarides) deviennent plus fréquents dans la moitié supérieure de l'unité. Le matériel provient d'une mince lentille bioclastique de la partie moyenne de la formation attribuée à l'Eifélien inférieur par la présence de conodontes de la Biozone à *costatus*.

### 3. Systématique

Le matériel décrit et figuré est déposé dans les collections du laboratoire de paléontologie de l'université de Brest (LPB).

Sous-classe Cladida Moore & Laudon, 1943

Famille Botryocrinidae Bather, 1899

Genre *Ancyrocrinus* Hall, 1862

Espèce-type *Ancyrocrinus bulbosus* Hall, 1862

*Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. (Fig. 3)

**Holotype.** Ancre, LPB 11074, Fig. 3B–C.

**Locus typicus.** Coupe de Saint-Fiacre, niveau SF 26, Crozon, Finistère.

**Stratum typicum.** Partie moyenne de la formation de Saint-Fiacre, Eifélien inférieur (Biozone à *costatus*).

**Matériel.** Trois ancras, LPB 11074–11076.

**Diagnose.** Ancras à symétrie tétramère ; corps central court à faiblement allongé, régulier ; stéréome secondaire limité au corps central et à la partie proximale des cirres ; crampons courts à section circulaire ; facette articulaire concave et de forme subcirculaire.

**Description.** Les ancras ont une taille petite à moyenne. La hauteur du corps central mesure de 6,2 à

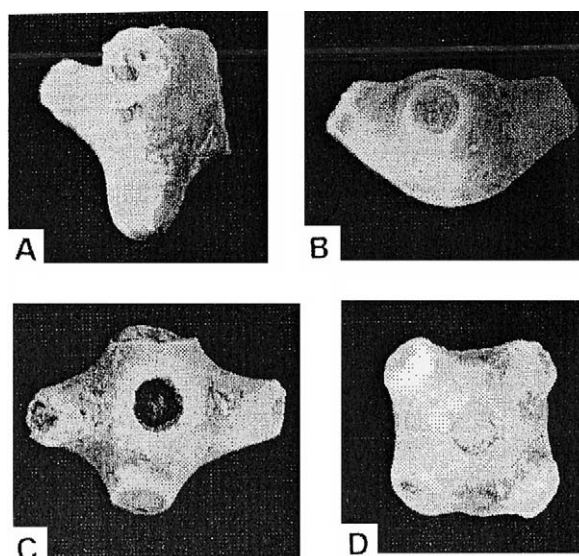


Fig. 3. *Ancyrocrinus crozonensis* n. sp. A. Vue latérale d'une ancre à corps central allongé distalement, LPB 11075,  $\times 1,75$ . B. Vue latérale de l'holotype LPB 11074,  $\times 1,75$ . C. Face proximale de l'holotype LPB 11074. D. Face proximale d'une petite ancre, LPB 11076,  $\times 3$ .

11,7 mm, pour un diamètre de 6,8 à 10,8 mm. Partie distale courte ou faiblement allongée. Crampons insérés au même niveau sur le corps central (Fig. 3A et B) ; ils sont courts, à section circulaire, à canal axial elliptique. La facette articulaire est enfoncée dans la face supérieure du corps central et possède un contour subcirculaire. L'encroûtement des facettes n'a permis

d'observer ni les structures articulaires, ni le canal axial.

**Discussion.** La symétrie tétramère rapproche le nouveau taxon de l'espèce nord-américaine *A. bulbosus*. La comparaison entre les deux espèces montre que le pédoncule d'*A. crozonensis* n. sp. s'articule probablement au niveau de la face proximale du corps central et que la sécrétion stéréomique n'incorpore pas le segment pédonculaire situé au-dessus de l'ancre dans la constitution du dispositif de fixation. Par ailleurs, la facette articulaire de l'ancre d'*A. crozonensis* n. sp. est subcirculaire, alors qu'elle est quadrangulaire chez l'espèce type. L'implantation des crampons et la forme de l'extrémité distale du corps central apparaissent plus régulières chez l'espèce armoricaine. La partie radiculaire qui représente la fixation post-larvaire n'est pas conservée dans le corps central.

**Répartition stratigraphique et géographique.** Formation de Saint-Fiacre, Biozone à *costatus*, Eifélien inférieur. Espèce connue uniquement dans la coupe de Saint-Fiacre (niveau SF 26), Crozon (Finistère, France).

Sous-classe Flexibilia Zittel, 1895

Ordre Sagenocrinida Springer, 1913

Famille Lecanocrinidae Springer, 1913

Genre *Ammonicrinus* Springer, 1926

Espèce-type *Ammonicrinus wanneri* Springer, 1926

*Ammonicrinus kerdreoletensis* n. sp. (Fig. 4)

**Holotype.** Fragment de pédoncule, LPB 11073, Fig. 4.

**Locus typicus.** Coupe de Kerdréolet, niveau K2, L'Hôpital-Camfrout, Finistère.

**Stratum typicum.** Partie inférieure de la formation de Kerdréolet, Emsien supérieur (Biozone à *patulus*).

**Diagnose.** Région moyenne du pédoncule constituée de columnales larges, d'épaisseur modérée ; développement d'apophyses de forme spatulée et tuberculées à la limite entre le bord supérieur et latéral ; côtés latéraux courts et terminés en pointe.

**Description.** Par souci d'homogénéité, les conventions définies par Ubaghs ont été adoptées, à l'exception de la dénomination de « zone externe », qui s'applique à la partie visible de l'extérieur chez les espèces enroulées comme *A. wanneri* [18]. Cette dénomination est remplacée par « région moyenne » pour le matériel armoricain.

Le fragment de pédoncule, à l'état de moule, comprend le premier article de la région distale, les columnales de la région moyenne et les deux premiers articles du segment interne (Fig. 4A). Article distal de

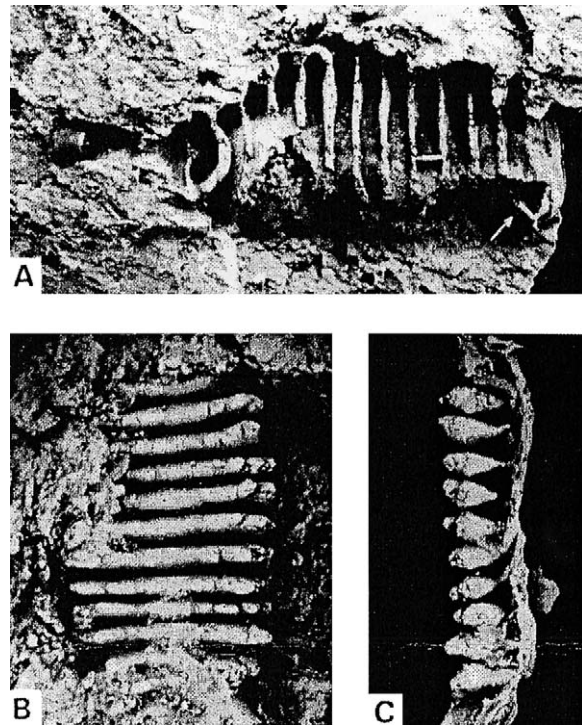


Fig. 4. *Ammonicrinus kerdreoletensis* n. sp., holotype LPB 11073. **A.** Moule de la surface interne du pédoncule, flèche montrant les columnales de la partie repliée, petit segment de moule interne du canal axial dans la partie centrale,  $\times 1,5$ . **B.** Moulage révoltex de la surface externe, partie distale orientée vers le bas du cliché,  $\times 1,5$ . **C.** Vue latérale du moulage (partie droite de la Fig. 4B), même orientation que **B.**,  $\times 1,5$ .

Fig. 4. *Ammonicrinus kerdreoletensis* n. sp., holotype. **A.** Mould of the inner surface of the column, arrow pointing at the columnals of the recurved part, small segment of the internal mould of the axial canal in the middle part. **B.** Revultex mould of the outer surface, distal part placed at the bottom of the view. **C.** Lateral view of the mould (right side of the figure B), same orientation as in **B.**

forme subcylindrique, élevé, à facette articulaire profonde cylindrique. Zone distale de la région moyenne formée d'un article tronconique à facette proximale élargie, puis d'une columnale à facette ovale, pourvue de deux courtes expansions latérales. Cette constitution est comparable à celle de *A. kongieli* Piotrowski [16]. Autres columnales de la région moyenne crescentiformes, dont la largeur ainsi que la longueur (distance entre les sutures des articles dans le plan de symétrie bilatérale) augmentent vers la zone médiane, puis diminuent faiblement vers la zone recourbée. Largeur maximale 18 mm au centre de la région moyenne, pour une longueur externe et interne de 2,5 mm. Surface externe de la région moyenne comprise entre les deux

rangées d'apophyses latérales, faiblement concave, lisse ou portant de très fines stries (Fig. 4B). Côté externe des columnales très convexe portant des tubercules latéraux, dont le relief s'accroît vers les extrémités des apophyses. Celles-ci se forment par l'épaississement des columnales à la jonction entre le côté externe et les bords latéraux (Fig. 4C). D'allure spatulée, elles débordent latéralement et surplombent les côtés des columnales terminées par de courtes pointes.

L'extrémité de la région moyenne se recourbe brusquement en direction distale (Fig. 4A). Une cassure du moule laisse apparaître deux columnales protégées sous la partie moyenne. Cette disposition, qui contraste avec celle d'*A. wanneri* et d'*A. sulcatus* Kongiel (Fig. 1A), dont l'enroulement s'effectue de manière très progressive, pourrait être acquise *post-mortem*. Structures articulaires non observées sur le matériel. Canal axial très réduit, de section subcirculaire, en position excentrée près du côté interne (Fig. 4A). Partie proximale du pédoncule et couronne non conservées sur l'exemplaire.

**Discussion.** La définition du nouveau taxon se justifie par la morphologie externe de la région médiane faiblement déprimée et le développement d'apophyses latérales. La zone externe enveloppante du pédoncule des espèces du Dévonien moyen *A. wanneri*, *A. doliiformis* Wolburg et *A. sulcatus* se compose de columnales plus arquées à bord externe convexe et aux extrémités latérales plus allongées. Les vues latérales des pédoncules appartenant à ces trois espèces montrent aussi l'existence de columnales cunéiformes plus courtes, dont les extrémités latérales n'atteignent pas le centre de la spire [1, 6–8, 16, 17, 18, 20, 21]. Ce caractère n'a pas été observé chez l'espèce armoricaine.

#### Répartition stratigraphique et géographique.

Formation de Kerdréolet, Emsien supérieur, Biozone de *patulus*. Coupe de Kerdréolet (niveau K2) en l'Hôpital-Camfrout (Finistère).

## 4. Évolution et paléobiogéographie

La découverte des ancras d'*Ancyrocrinus* à symétrie tétramère modifie considérablement le schéma initial proposé par McIntosh et Schreiber [12]. Selon eux, la forme ancestrale du Dévonien inférieur, *A. quinquepartitus*, aurait donné naissance, au Dévonien moyen, à l'espèce tétramère *A. bulbosus*, restreinte à la plateforme est-américaine. La symétrie pentamère serait

maintenue chez l'espèce ancestrale qui, par migration sur la marge nord-gondwanienne, serait à l'origine de l'espèce ibéro-armoricaine *A. armoricanus* au Dévonien moyen. Il nous faut donc concevoir un autre modèle, compte tenu des données stratigraphiques. *A. crozonensis* n. sp. représente la forme tétramère la plus ancienne et, par conséquent, il faudrait envisager un sens de migration inverse. Sur le plan évolutif, on doit aussi tenter d'éclaircir les relations entre *A. crozonensis* n. sp., à symétrie tétramère, et *A. armoricanus*, à symétrie pentamère. La coupe aborale du genre *Ancyrocrinus* présente une constitution de Botryocrinidae, dont le cercle d'infrabasales ne compte plus que quatre plaques. L'une d'elles, de plus grande taille (désignée par DE), proviendrait de la fusion des deux infrabasales D et E [4, 12]. La symétrie tétramère du cercle des infrabasales et des structures axiales se prolongent dans le pédoncule. Si l'on admet une filiation entre *A. crozonensis* n. sp. et *A. armoricanus*, il faut donc envisager le passage à une symétrie pentamère des structures axiales ainsi que du cercle des infrabasales ; il en résulte une constitution calicinale conforme à celle de *Botryocrinus*. Des analogies entre les surfaces articulaires de facettes proximales d'ancres d'*A. armoricanus* et celles de columnales de *Botryocrinus convexus* Le Menn ont déjà été soulignées. Ces deux espèces coexistent dans les formations de l'Eifélien supérieur et du Givétien inférieur de la rade de Brest [9–11]. Cette analyse montre donc que les ancras à cinq crampons pourraient appartenir à un genre de Botryocrinidae typique.

La découverte d'*Ammonicrinus* dans l'Emsien supérieur du Massif armoricain suggère que le genre aurait une origine nord-gondwanienne. Les espèces mésodévonniennes n'étaient connues auparavant qu'en Allemagne et en Pologne dans l'Eifélien supérieur et le Givétien inférieur [6–8, 16–18, 20]. On peut donc envisager une migration depuis la bordure nord-gondwanienne à la bordure sud de la Laurussia au cours de l'Emsien terminal ou de l'Eifélien inférieur à travers l'océan Rhéic. Sur le plan évolutif, *A. kerdreoletensis* n. sp. montre que les principales caractéristiques morphologiques du genre sont déjà acquises. Les premiers stades de l'adaptation doivent être recherchés dans le sommet de l'Emsien inférieur ou la base de l'Emsien supérieur, chez un *Flexibilia* dont le pédoncule présente une xénomorphie affirmée. La structure de la partie moyenne du pédoncule de la nouvelle espèce reste encore simple par l'absence d'articles cunéiformes, caractère qui dénote une aptitude à l'en-



roulement, moins avancée que chez les espèces méso-dévonienues. L'existence de la columnale distale cylindrique et les analogies dans la composition de la région moyenne permettent d'inférer, pour l'espèce armoricaine, un mode de vie fixé comparable à celui d'*A. doliiformis* et d'*A. sulcatus* (Fig. 1A), mais avec une réserve concernant la partie proximale et la couronne [20, 21]. Le stade d'évolution le plus avancé serait atteint chez *A. wanneri* par la perte de la région distale du pédoncule [8, 16, 17, 21].

## 5. Conclusions

Les données recueillies dans le Dévonien armoricain imposent de nouvelles contraintes aux schémas évolutifs et paléobiogéographiques de ces deux crinoïdes. La constitution des ancrs d'*Ancyrocrinus* à quatre ou cinq crampons soulève des questions sur l'origine des modifications de la symétrie des structures axiales du pédoncule. Le rôle de la composition du cercle d'infrabasales du calice et des structures axiales sur la symétrie est envisagé. La tétramérie, bien établie chez *A. bulbosus*, serait liée à la fusion de deux infrabasales C et E. La symétrie pentamère des ancrs d'*A. quinqueangularis* et d'*A. armoricanus* serait induite par des calices, dont la base aurait une constitution régulière à cinq infrabasales commune aux Botryocrinides typiques.

La découverte d'*Ammonicrinus* dans l'Emsien supérieur du Massif armoricain représente la plus ancienne occurrence de ce crinoïde. *A. kerdreoletensis* n. sp. possède déjà tous les attributs du genre. Les premières étapes de l'adaptation et la souche ancestrale seraient à rechercher dans l'Emsien inférieur, au sein des Flexibilia, dont la xénomorphie du pédoncule serait affirmée.

## Remerciements

Les auteurs remercient R. Haude (Göttingen) et E. Gluschowski (Sosnowiec) pour leur aide dans la recherche bibliographique, ainsi que G. Webster (Washington) pour la révision de la version abrégée en anglais.

## Références

- [1] W.I. Ausich, C.E. Brett, H. Hess, M.J. Simms, Crinoid form and function, in: H. Hess, W.I. Ausich, C.E. Brett, M.J. Simms (Eds.), Fossil crinoids, Cambridge University Press, Cambridge UK, 1999, pp. 3–30.
- [2] K. Ehrenberg, Über eingerollte Pelmatozoenstiele und ihre Beziehungen zur Sessilität, Acta Zool. 3 (1922) 271–305.
- [3] K. Ehrenberg, Pelmatozoan root-forms, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 59 (1929) 1–76.
- [4] W. Goldring, Crown of *Ancyrocrinus* Hall, Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 17 (1942) 13–18.
- [5] J. Hall, Preliminary notice of some of the species of crinoidea known in the Upper Helderberg and Hamilton Groups of New York, Ann. Rep. State Cabinet Nat. Hist. 15 (1862) 115–153.
- [6] J. Hauser, Die Crinoiden des Mittel-Devon der Eifeler-Kalkmulden, Selbstverlag, Bonn, 1997, pp. 1–273.
- [7] R. Kongiel, Nowy gatunek *Ammonicrinus* i jego występowanie w Polsce, Prace Muzeum Ziemi 2 (1958) 31–40.
- [8] P.G. Krause, Über *Ammonicrinus* aus dem Mitteldevon der Eifel, Z. dtsh. geol. Ges. 79 (1927) 448–450.
- [9] J. Le Menn, Les crinoïdes du Dévonien inférieur et moyen du Massif armoricain, Mém. Soc. géol. minér. Bretagne 30 (1985) 1–268.
- [10] J. Le Menn, Growth patterns and evolutionary trends of Devonian crinoid columns, Geobios 20 (1987) 811–829.
- [11] J. Le Menn, R. Pidal, *Ancyrocrinus* and *Haplocrinites*: two Middle Devonian-Lower Frasnian crinoids common to the Armorican Massif (France) and the Cantabrian Mountains (Spain), Ann. Soc. géol. Nord 107 (1989) 161–270.
- [12] G.C. McIntosh, R.L. Schreiber, Morphology and taxonomy of the Middle Devonian crinoid *Ancyrocrinus bulbosus* Hall 1862, Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 23 (1971) 381–403.
- [13] P. Morzadec, Sur la présence du genre *Ancyrocrinus* Hall, 1862 (Crinoïde) dans le Dévonien du Massif armoricain, Bull. Soc. géol. minér. Bretagne (1967) 26–32.
- [14] P. Morzadec, Le Dévonien (Emsien-Famennien) de la rade de Brest (Massif armoricain). Lithologie, cartographie, stratigraphie, paléogéographie, Géologie de la France 2 (1983) 269–310.
- [15] P. Morzadec, M. Weyant, Lithologie et conodontes de l'Emsien au Famennien, dans la rade de Brest (Massif armoricain), Geol. Palaeontol. 15 (1982) 27–46.
- [16] A. Piotrowski, Genus *Ammonicrinus* (Crinoidea) from the Middle Devonian of the Holy Cross Mountains (Poland), Acta Palaeontol. Pol. 22 (1977) 205–218.
- [17] F. Springer, Unusual forms of fossil crinoids, Proc. US Natl Mus. 67 (1926) 22–26.
- [18] G. Ubachs, *Ammonicrinus* Springer, Crinoidea Flexibilia du Dévonien moyen d'Allemagne, Senckenbergiana 33 (1952) 203–226.
- [19] G. Ubachs, Classe des Crinoïdes, in: J. Piveteau (Ed.), Traité de Paléontologie, Vol. 3, Masson, Paris, 1953, pp. 658–773.
- [20] J. Wolburg, Bau und Biologie von *Ammonicrinus doliiformis* n. sp., Jahrb. preussischen geologischen Landesanstalt 58 (1937) 230–241.
- [21] J. Wolburg, Zur Frage der Lebensweise der eingerollten Crinoiden, Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (1938) 254–261.