

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XXI, n° 16.

Bruxelles, août 1945.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XXI, n° 16.

Brussel, Augustus 1945.

---

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DES CRINOIDES  
DE L'ÉODÉVONIEN DE LA BELGIQUE.

II. — La morphologie des bras chez *Ctenocrinus* BRONN,  
par Georges UBAGHS (\*) (Liège).

(Avec une planche hors texte.)

---

INTRODUCTION.

Les Melocrinitidae forment un groupe très homogène. O. JAEKEL (1895, p. 31; 1902, p. 1067; 1918, p. 31) fut le premier à le comprendre; le premier aussi, à en respecter l'unité systématique (1). Il appartenait, cependant, à E. KIRK (1929) de mettre en lumière toute l'importance de l'évolution de la structure brachiale pour la discrimination des genres.

A l'origine, chaque bras comportait quatre rameaux d'égale valeur. Puis les rameaux internes ont prospéré au détriment des rameaux externes, tout en demeurant d'abord distincts. Ils se sont réunis et soudés ensuite, tandis que les rameaux externes, peu à peu réduits aux proportions des ramules, finissaient par disparaître.

(\*) *Aspirant du Fonds National de la Recherche Scientifique.*

(1) Maintenir dans les limites de la famille les genres *Scyphocrinites* ZENKER, *Cytocrinus* ROEMER et surtout *Technocrinus* HALL, comme l'ont fait récemment encore R. C. MOORE et L. R. LAUDON (1943, pp. 96, 116), c'est en masquer la belle allure orthogénétique.

Ces quatre stades morphologiques, exactement reproduits dans l'ontogénie (GOLDRING, W., 1923, pp. 39, 123; pl. 8, fig. 5; pl. 9, fig. 1-10), et en succession régulière dans le temps, contribuent, au premier chef, à caractériser quatre genres :

*Alisocrinus* KIRK : Silurien inférieur et moyen (2),

*Promelocrinus* JAEKEL : Silurien supérieur (3),

*Otenocrinus* BRONN : Silurien supérieur (4) — Dévonien moyen (5),

*Melocrinites* GOLDFUSS : Dévonien moyen et supérieur.

Le troisième stade, celui de *Otenocrinus*, fait l'objet de cette étude. Mais maintes des conclusions restent valables pour *Melocrinites*. Par contre, l'on ne peut, sans investigations ultérieures, les étendre à *Promelocrinus* et *Alisocrinus*.

#### MATÉRIAUX D'ÉTUDE.

Le genre *Otenocrinus* n'a point, en Belgique, la diversité et l'abondance qu'on lui connaît en Allemagne. Mais plusieurs des empreintes recueillies ont tant de finesse qu'elles permet-

(2) Le terme silurien est pris ici dans le sens restreint et synonyme de Gothlandien, que, souvent, dans les pays anglo-saxons, on lui accorde aujourd'hui.

(3) La validité du genre *Promelocrinus* restera douteuse, aussi longtemps que le génotype, *P. anglicus* JAEKEL, n'aura pas été décrit. Mais tel qu'il est à présent connu, ce genre caractérise parfaitement le stade ancestral immédiat de *Otenocrinus*.

(4) Il est probable que les formes siluriennes de *Otenocrinus* devront toutes être attribuées à *Promelocrinus*, après leur révision et celle de *Promelocrinus*.

(5) L'existence de *Otenocrinus* dans le Dévonien moyen est prouvée : en Europe, par *Otenocrinus stellaris* F. ROEMER (1852, p. 283, pl. II, fig. 2a-c; voir aussi SCHMIDT, W. E., 1942, pp. 55, 222) des couches supérieures du Mésodévonien du Sauerland; en Amérique, par *Melocrinus onondaga* SPRINGER (1926, p. 28, pl. 5, fig. 4) de l'Onondaga de l'Ohio, *Melocrinus gracilis* WACHSMUTH et SPRINGER (1897, p. 298, pl. XXII, fig. 5; cf. aussi GOLDRING, W., 1923, p. 137; 1935, p. 354), *Melocrinus powelli* GOLDRING (1935, p. 355, pl. XXV, fig. 3, 4; pl. XXVI, fig. 1) et peut-être encore *Melocrinus ornatus* GOLDRING (1936, p. 17, pl. 7, fig. 1), tous trois du groupe de Hamilton de New-York. Ces formes, pourvues de bras auxiliaires (rameaux externes), sont, en effet, des *Otenocrinus*. [*Otenocrinus gracilis* JAEKEL, 1895, ayant la priorité sur *Ot. gracilis* (WACHSMUTH et SPRINGER, 1897), je propose pour ce dernier la nouvelle dénomination *Otenocrinus mesodevonicus* n. nov.].

tent à elles seules, par l'observation directe et l'emploi de techniques adéquates (HAARMANN, E., 1921, p. 5), d'élucider, dans tous ses détails, la structure des bras. J'ai, dans une note antérieure (1945), caractérisé ces matériaux. M'ont surtout servi les formes déterminées : *Otenocrinus aculeatus* UBAGHS, *Ot. aff. gracilis* JAEKEL, *Ot. sp. indet.*, *Ot. pyramidalis* UBAGHS, *Ot. sp. nov.*, ainsi que divers *Ot. acicularis* FOLLMANN et *Ot. rhenanus* FOLLMANN, provenant du Massif Rhénan et appartenant aux collections de Paléontologie de l'Université de Liège.

#### ARTICULATIONS ET MOUVEMENTS DE L'APPAREIL BRACHIAL.

1. ARTICULATIONS DES TRONCS BRACHIAUX AVEC LE CALICE. — Inobservées ou jamais décrites chez *Otenocrinus*. Par comparaison avec *Melocrinites* (observations sur *Melocrinites gibbosus* GOLDFUSS et *M. pyramidalis* GOLDFUSS, des calcaires mésodévonien de l'Eifel, collections de Paléontologie de l'Université de Liège), on peut en inférer les caractères : deux fossettes, plus ou moins creuses suivant l'espèce et portant de fines stries radiales, situées sur deux ossicules distincts, adjacents, dont les bords adradiaux, quelque peu renforcés, constituent une ride rudimentaire, parallèle à l'axe dorso-ventral de l'articulation.

#### 2. ARTICULATIONS ENTRE LES BR DANS LES TRONCS BRACHIAUX.

a. Faces proximales et distales. Ligne suturale dorsale denticulée (observations sur *Ot. aculeatus*, *Ot. aff. gracilis*, *Ot. sp. indet.*). Facette articulaire à peine concave, plus ou moins complètement envahie par des stries radiales (observation sur *Ot. pyramidalis*).

b. Faces latérales adradiales. Ligne suturale dorsale denticulée (observation sur *Ot. aff. gracilis* et *Ot. pyramidalis*). Suture ovale, relativement petite, présentant une dépression centrale digitée à la périphérie et une bande marginale de contact (observations de W. E. SCHMIDT, 1934, p. 54, fig. 8b<sub>1</sub> dans le texte, sur *Ot. malcontractus* W. E. SCHMIDT).

3. ARTICULATIONS DES RAMULES AVEC LES TRONCS BRACHIAUX. — Ligne suturale dorsale denticulée (observations chez *Ot. aculeatus*, *Ot. aff. gracilis*, *Ot. sp. indet.*). Facette articulaire hémicirculaire, comprenant, de part et d'autre d'une ride transverse à peine différenciée, deux fossettes ligamentaires, l'une ventrale, très légèrement concave, l'autre dorsale, moins étendue,

mais plus profonde; du fond de celle-ci, naissent des rides courtes et irrégulières, disposées radiairement (observations sur *Ct. aculeatus*, pl., fig. 5).

4. ARTICULATIONS ENTRE BR DANS LES RAMULES. — Ligne suturale dorsale denticulée (observations de W. E. SCHMIDT, 1942, p. 57, fig. 11d<sub>1</sub> dans le texte, sur *Ct. typus* BRONN; observations personnelles sur *Ct. aculeatus*, *Ct. aff. gracilis*, *Ct. sp. indet.*, *Ct. sp. nov.*). Facette articulaire légèrement concave, portant des rides disposées radiairement (observations de W. E. SCHMIDT, 1934, p. 55, fig. 8b<sub>4</sub> dans le texte, sur *Ct. malcontractus* W. E. SCHMIDT; observations personnelles sur *Ct. sp. indet.*). Chez *Ct. sp. nov.*, la facette montre une zone de contact au centre, entourée d'une dépression ligamentaire crescentiforme, d'où partent, rayonnant vers la périphérie, de courtes rides.

5. ARTICULATIONS DES PINNULES AVEC LES RAMULES. — Facette relativement petite, n'occupant qu'une fraction du bord oral de la Br. Sa position n'est point fixe : elle change d'un segment au suivant, et, dans un même segment, d'un côté à l'autre; elle est, le plus souvent distale ou médiane. Le bord interne de la facette coïncide avec le bord oral de la Br; il porte à mi-longueur une encoche, où débouche le sillon oral de la pinnule. Le bord externe dessine, tout en s'abaissant, un arc de cercle, et le plan de l'articulation incline vers l'avant et l'extérieur. Immédiatement en arrière de (proximalement à) l'encoche orale, aboutit une ride transverse qui parcourt en diagonale la facette et fait un angle de 25 à 35°, ouvert en direction distale, avec l'axe longitudinal du ramule. Extérieurement à, et le long de, cette ride se développe une fossette crescentiforme, dont la profondeur décroît vers l'extérieur; il lui correspond, de par delà la ride, soit dans l'espace compris entre celle-ci et le bord interne une dépression cupuliforme, plus petite, mais mieux individualisée (observations sur *Ct. aculeatus*, *Ct. aff. gracilis*, *Ct. sp. indet.*, pl., fig. 6-10).

Cette analyse renseigne sur la mobilité relative des diverses portions de l'appareil brachial. Les troncs brachiaux devaient être presque inertes; sollicités par la base, et surtout, comme le montre le type synarthrique de l'articulation proximale, en direction latérale, ils devaient exécuter, de droite et de gauche, des mouvements d'ensemble, encore que de faible amplitude(6).

(6) Cf. GISLÉN, T., 1924, p. 70.

Les ramules étaient plus mobiles ; cela résulte des caractères de la facette basale, et aussi de leur attitude à l'état fossile ; ils se déplaçaient dans un plan perpendiculaire à l'axe médian des troncs brachiaux. Mais, ici encore, les mouvements manquaient d'ampleur.

Cette conclusion n'est dictée ni par la nature ligamentaire des articulations ni par l'absence de fossettes musculaires, car l'observation sur le vivant montre que des ligaments seuls déterminent parfois des mouvements amples et rapides (7), et l'on peut supposer l'existence de muscles flexeurs dans les tissus mous à la face ventrale des bras (CLARK, A. H., 1910). Elle découle plutôt de l'extrême simplicité des articulations. Si les troncs brachiaux et les ramules avaient été des organes actifs, une charnière se serait différenciée au niveau de chaque article.

Mais mobilité réduite ne signifie pas rigidité. L'on peut même penser à une certaine souplesse nécessaire pour que les bras ne fussent cassants. On découvre son expression anatomique dans la brièveté des Br libres (8), si contrastantes, à cet égard, avec les Br fixées (9). La raison en est claire : des articles plus

(7) Voir dans GISLÉN, T. (1924, p. 56) un résumé des données recueillies dans la nature actuelle sur le pouvoir flexeur des ligaments.

(8) Les Br des troncs brachiaux des formes jeunes (cf. GOLDRING, W., 1923, pp. 39, 123, pl. 9, fig. 1, 2; UBAGHS, G., 1945, pp. 11, 15, pl. II, fig. 2, 4, 5) et celles de *Ctenocrinus bigsbyi* (OEHLERT), qui, peut-être, n'est lui-même qu'un stade ontogénique (cf. UBAGHS, G., 1945, p. 14), offrent une exception à cette règle. Mais il est probable que le système ligamentaire a, chez ces Crinoïdes en voie de développement, une importance relative plus grande que chez les adultes. Je n'y ai pas trouvé en tout cas cette parfaite connexion des éléments squelettiques, l'un des traits les plus remarquables de l'état de conservation des Melocrinitidae.

(9) L'influence de la fixation sur la morphologie des segments se manifeste surtout chez des espèces [par exemple *Ctenocrinus nobilissimus* (HALL), *Ct. pachydactylus* (CONRAD), *Ct. typus* (BRONN)], dont les Br proximales font partie du calice ; ces articles ressemblent davantage aux plaques de la coupe dorsale qu'à celles des bras libres. On notera aussi la forte tendance que montrent les pinnules fixées chez de nombreux Camerata à se confondre avec le périsome du calice (SPRINGER, F., 1917, p. 44). Au contraire, dans les formes récentes, les pinnulaires proximales restent toujours faciles à distinguer des éléments qui, parfois les enserrant (CLARK, A. H., in SPRINGER, F., 1917, p. 44). La cause de cette divergence me paraît devoir être recherchée dans la nature de la liaison qui fixe les pinnules au périsome, la rigidité de celui-ci, et, peut-être aussi, les antécédents phylogénétiques.

courts sont aussi plus nombreux, et, la multiplication des segments entraînant celle des sutures, la proportion de l'élément flexible, le ligament, est accrue au détriment de l'élément rigide, le stereom calcaire, de façon que, pour une longueur donnée, le grand nombre de sutures compense, dans une certaine mesure, l'absence d'articulations différenciées. Nous verrons, en étudiant les bras de certains Rhodocrinitidae, que les Camerata ont poussé cette tendance jusqu'à ses limites. C'est une tentative de rencontrer l'une des conditions mécaniques exigées par le développement du système brachial chez les Camerata : assurer aux bras, malgré l'absence d'articulations différenciées, une capacité de mouvement suffisante.

Très différente est la facette basi-pinnulaire. Il s'agit cette fois d'une charnière véritable, mais primitive, car elle est simple, petite, et sa position n'est point fixe encore. Deux fossettes, de part et d'autre d'une ride transverse, représentent les restes d'un système antagoniste, probablement ligamentaire. L'orientation de l'articulation et la direction de la ride indiquent que la pinnule se mouvait obliquement à l'axe longitudinal du ramule, sollicitée tantôt en direction oro-distale, tantôt en direction opposée, quoiqu'une contraction inégale des ligaments ait pu, par l'introduction de composantes latérales, compliquer les mouvements. Comparée à la même articulation chez un Crinoïde récent, la facette basi-pinnulaire paraît peu différenciée. L'extrême gracilité des pinnules, faibles masses à déplacer, explique en partie cette divergence, et ce serait mal interpréter les faits que de croire ces organes rigides et doués d'un pouvoir de déplacement restreint.

Des observations répétées sur 19 individus de *Otenocrinus rhenanus* révèlent, au contraire, l'importance des mouvements accomplis par les pinnules. De façon constante, la première pinnulaire est rabattue dans le plan oral, presque perpendiculairement à l'axe longitudinal du ramule; elle vient se placer entre les segments correspondants de deux pinnules insérées sur l'autre bord du ramule et rabattues de même, de sorte que tous ces éléments, en régulière alternance, simulent à s'y méprendre des ambulacrales (pl., fig. 1). Depuis longtemps (WACHSMUTH, Ch. et SPRINGER, F., 1879, p. 25), l'on a reconnu des dispositions analogues chez divers Camerata, et les pinnules des Crinoïdes récents en étroite juxtaposition forment souvent, par dessus les structures ventrales, une sorte d'étui protecteur.

*La mobilité des pinnules contraste donc avec l'inertie du reste de l'appareil brachial.* C'est un fait important, qu'il importe de souligner. J'y reviendrai.

#### SQUELETTE PÉRISOMIQUE.

1. STRUCTURE. — Joh. MÜLLER (1859), O. FOLLMANN (1887) et W. E. SCHMIDT (1942) ont donné de la structure de la voûte orale des troncs brachiaux des interprétations auxquelles je ne puis souscrire. S'il est certain que cette voûte ne consiste pas en un tégument renforcé de granules arrondis (O. FOLLMANN), il ne me paraît pas plus correct d'admettre qu'elle soit formée, comme le tegmen de *Hadrocrinus hispaniae* W. E. SCHMIDT (1931), de plusieurs couches d'éléments calcaires (W. E. SCHMIDT, 1942).

Il est certes exact que cette voûte est, de façon générale, bombée suivant l'axe médian du bras et qu'elle présente encore, au niveau de chaque ramule, un renflement transversal. La conservation de cette double convexité à l'état fossile paraît témoigner — W. E. SCHMIDT l'a justement noté — d'une certaine rigidité.

Pourtant, la voûte est loin d'offrir partout un bombement égal. Si dans l'un des bras de l'individu déterminé *Ctenocrinus* sp. indet. (10), elle demeure sur toute sa longueur fortement arquée et comme renflée, dans l'autre, elle est presque plane dans la portion distale, et affaissée dans la portion proximale. De telles variations suggèrent une flexibilité réduite, plutôt qu'une réelle rigidité (11). Pourrait-il d'ailleurs en être autrement, alors que des sutures plus ou moins lâches réunissent les rameaux dans les troncs brachiaux? Tout rapprochement ou tout écart de ceux-ci devait déterminer des déformations de la voûte, et, n'en eût-il pas été ainsi, ces sutures interraméales ne se seraient jamais développées.

Bien plus, la structure elle-même confirme cette interprétation. La face externe de la voûte montre des plaquettes, dont le centre est épaissi par un tubercule. Celui-ci, sur les plaquettes marginales, dans la région où s'établit le raccord avec les Br

(10) C'est lui qui, plus que tout autre, m'a servi à élucider les structures dont il est ici question.

(11) W. E. SCHMIDT (1942, p. 84) définit lui-même la voûte orale des troncs brachiaux de *Ctenocrinus rhenanoides* W. E. SCHMIDT une « dünne, scheinbar biegsame Haut... ».

(pl., fig. 4), est petit, en sorte que l'on distingue sans peine les contours polygonaux des plaquettes. Au contraire, dans la portion médiane de la voûte, dont la ligne de faite s'orne d'une rangée irrégulière de saillies épineuses (12), le tubercule en occupe la surface entière, et les contours des plaquettes, enfoncés entre les tubercules, cessent d'être perceptibles. Mais, entre ces deux régions, toutes les transitions existent. Dans la portion distale du bras, où la taille des tubercules est relativement réduite, les contours des plaquettes sont distincts sur toute la largeur de la voûte (pl., fig. 3). A la base, le passage des plaques du tegmen aux plaquettes de la voûte des troncs brachiaux est tout à fait graduel (observations sur *Ctenocrinus aculeatus*, *Ct. sp. nov.*). Ainsi, dans des conditions favorables, ces plaquettes dont, selon W. E. SCHMIDT, seul le moule interne porterait l'empreinte, se montrent aussi bien sur la face externe. Point n'est donc besoin d'attribuer à la voûte cette structure complexe et cette épaisseur insolite, que lui supposait cet auteur.

Cependant, sur le moule naturel, conservé à l'intérieur du sillon oral d'un bras de *Ctenocrinus rhenanus*, c'est-à-dire sous le pavement extérieur, j'ai observé la trace en creux de deux canaux parallèles, bordés de plaquettes particulières (13) ; ils descendent en zigzag le long du bras et se portent à droite et à gauche, à la rencontre des ramules, dont ils sont les conduits collecteurs (pl., fig. 2). J'ai d'autre part décrit (1945, p. 12) comment, chez *Ctenocrinus aff. gracilis*, le fond du sillon neuro-ambulacraire, peu profond, est parcouru dans sa longueur par deux chenaux indépendants, destinés à convoyer vers la bouche, l'un l'apport nutritif des ramules situés à droite, l'autre celui des ramules situés à gauche ; en un point, des plaquettes de deux types distincts, disposées en séries linéaires et alternantes, paraissent représenter le squelette propre de ces chenaux.

(12) Ces saillies épineuses marquent probablement les ambulacrales axillaires. Elles présentent des différenciations analogues à celles des « radial dome plates » du tegmen. On en retrouve l'équivalent le long des bras d'*Eucladocrinus millebrachiatus* WACHSMUTH et SPRINGER.

(13) Malgré mes efforts, je n'ai pu répéter cette observation, qui reste unique. Ce fait n'en diminue guère la valeur. A l'intérieur du calice, les traces des canaux ambulacraires internes sont toujours sporadiques. Le développement d'un squelette périsomique interne ne répond d'ailleurs à aucune nécessité organique.



Il résulte de ces observations, que le squelette périsomique dans les troncs brachiaux comprend :

à l'extérieur, un pavement simple et continu ;

à l'intérieur, l'armature plus ou moins différenciée de canaux ambulacraires.

Si, presque toujours, l'on peut relever dans les troncs brachiaux des traces du squelette périsomique, il n'en va pas de même dans les ramules et les pinnules, où ce squelette n'est qu'exceptionnellement conservé ; pour ma part, je ne l'ai jamais observé. C'est l'indication d'une constitution différente, et les données fournies par W. E. SCHMIDT (1942, p. 74, fig. 19c, 19f, 19g dans le texte) le confirment. Sur des ramules de *Ctenocrinus rugosus* W. E. SCHMIDT, cet auteur signale la présence d'une double rangée d'ambulacrales alternantes, plaquettes mobiles et rattachées par des ligaments aux Br qui les portent (14). *Le contraste, déjà (p. 7) constaté dans les articulations, entre les troncs brachiaux et le reste de l'appareil brachial se retrouve donc dans le squelette périsomique.*

2. SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE. — Pour W. E. SCHMIDT (1942, p. 78), la voûte des troncs brachiaux est l'homologue du tegmen ; elle est le tegmen lui-même étendu le long de ceux-ci jusqu'à leur extrémité. Cette identification appelle des commentaires. Il entre, en effet, dans la composition du tegmen des Camerata, des éléments radiaux (ambulacrales) et des éléments interradiaux (interambulacrales) du squelette périsomique ; peut-être aussi, subsiste-t-il encore des restes du squelette primaire (orales). Voilà une hétérogénéité que, à première vue, l'on ne découvre pas dans la voûte orale des bras. Mais, et d'abord, à qui est informé de la structure des crinoïdes récents, une distinction entre ambulacrales et interambulacrales paraîtra de peu de valeur morphologique. Eléments de même origine, généralement rudimentaires et irréguliers chez les Comatulides, ils n'y acquièrent des formes déterminées que si le tégument est lui-même différencié, comme le long des ambulacres discaux ou dans ces « ambulacral lappets » situés en bordure des sillons oraux des bras et des pinnules (CLARK, A. H., 1921, p. 218).

(14) Sans mettre en doute la réalité de cette disposition, j'attire cependant l'attention sur la troublante similitude que les premières pinnulaires offrent avec les ambulacrales, lorsque, assumant un rôle protecteur, elles sont rabattues dans le plan oral des ramules (vide supra, p. 6, pl., fig. 1).

Dès 1869 F. B. MEEK et A. H. WORTHEN ont fait connaître un calice de *Cactocrinus proboscidalis* (HALL), dans lequel les structures ambulacraires, devenues internes et enfermées dans des tubes faits d'ambulacrales alternantes par dessus et d'ambulacrales par dessous, cheminent sous le tegmen, pour aboutir à la bouche, au sommet de l'organe convoluté. D'autre part, l'on a maintes fois signalé sur le moule interne ou à la face intérieure du disque de divers Camerata (dont *Ctenocrinus*; cf. SCHMIDT, W. E., 1942, p. 68, fig. 15B<sub>4</sub> dans le texte) des empreintes ou des galeries marquant le passage des canaux ambulacraires. L'organisation découverte sur un bras de *Ctenocrinus rhenanus* répond à ces structures.

On en conçoit sans peine le développement. Dans l'interprétation classique de Ch. WACHSMUTH et F. SPRINGER (1890), le tegmen des Camerata, équivalent du disque des autres Crinoïdes, a été fixé par épaissement des plaques périsonmiques, et les sillons ambulacraires, une fois enfoncés sous la surface, ont été recouverts par les interambulacrales réunies par dessus.

Quand on examine, dans la belle monographie consacrée par F. SPRINGER (1926) aux Crinoïdes du Silurien américain, l'admirable série des *Marsupiocrinus*, l'on est étonné de l'amplitude des variations que présente l'incorporation des ambulacrales au tegmen. Tantôt, on les suit depuis la base des bras jusqu'au milieu du disque, tantôt on les découvre à peine à la périphérie, et, suppose-t-on reporté plus loin encore le point de pénétration des ambulacres sous le pavement périsonmique extérieur, c'est dans les bras qu'il faudrait le découvrir.

Considérons, à la lumière de cette hypothèse, la portion de tegmen de *Marsupiocrinus* cf. *rosaeformis* (TROOST), si finement dessinée par K. M. CHAPMAN et reproduite à trois reprises par F. SPRINGER (1917, pl. 9, fig. 5a, 5b; 1921, pl. 2, fig. 4; 1926, pl. 15, fig. 9, 9a). Tandis que l'on passe sans transition des plaques tegminales aux ambulacrales alternantes et différenciées des pinnules proximales, l'on observe toutes les gradations entre ces mêmes plaques tegminales et celles qui, presque identiques, recouvrent le sillon oral des bras, comme si le tegmen lui-même se prolongeait par delà les limites du calice. Dans ce sillon, fermé de façon permanente — comment en douter? — se trouvaient logés, en plus d'extensions coelomiques et nerveuses, en plus des vaisseaux sanguins et aquifères, les conduits drainant vers la bouche interne le flux nourricier dérivé des pinnules. Que ces conduits intérieurs aient été ou non soutenus par un

squelette différencié, ne saurait influencer sur la signification morphologique et physiologique de cette organisation. Chez les Echinodermes, chaque organe et presque chaque tissu détiennent un pouvoir de sécrétion calcaire, qui tantôt s'exprime, tantôt demeure virtuel. Le développement si divers du squelette périsomique dans la série des Comatulides en est une manifestation.

L'interprétation ici proposée pour *Marsupiocrinus* cf. *rosaeformis* s'applique aussi bien à *Ctenocrinus*. Dans cette opinion, les plaquettes du pavement périsomique extérieur des troncs brachiaux équivaldraient aux plaquettes interambulacraires du diques — du moins sont-elles différenciées de la même façon — tandis que ambulacrales et adambulacrales, entraînées sous la surface (15), enserreraient — parfois dans une gaine continue d'éléments définis (ainsi dans le calice de *Cactocrinus proboscidalis* ou le bras de *Ctenocrinus rhenanus*), parfois dans une trame spiculaire indifférenciée — les structures ambulacraires.

Le développement le long du bras d'un squelette périsomique analogue (homologue?) à celui des portions interambulacraires du disque n'est d'ailleurs point sans exemple dans la nature actuelle. On l'observe chez des Thalassometridae et diverses Pentacrinés (16).

Conclusions : *Le squelette périsomique des troncs brachiaux et celui du tegmen* (les restes éventuels du squelette primaire exceptés) *sont homologues*. En tout cas, *ces structures témoignent de potentialités morphologiques égales. Elles offrent les mêmes différenciations.*

3. SIGNIFICATION ÉTHOLOGIQUE. — POUR A. H. CLARK (1922, p. 218), le squelette périsomique et le squelette primaire auraient

(15) Une alternative serait que ces plaquettes, incorporés au tegmen ou au pavement extérieur des troncs brachiaux, et soudées aux autres éléments périsomiques, aient perdu peu à peu leurs caractères propres, pour participer à la continuité générale de la voûte. Dans cette hypothèse, l'on comprendrait mal que, dans des espèces voisines, ces plaquettes soient différenciées ou indiscernables. Que certaines d'entre elles, les ambulacrales axillaires (cf. note infrapaginale 12, p. 8), soient cependant restées en rapport avec la voûte orale (WACHSMUTH, Ch. et SPRINGER, F., 1890, pp. 364-365), est une éventualité à considérer.

(16) Cf. CARPENTER, P. H., 1894, pl. XVII, fig. 4; pl. XXVII, fig. 6, 13; pl. XXXIII, fig. 3; pl. XLI, fig. 13.

un potentiel de développement équivalent. La raison, pour laquelle le premier, si rarement, atteint à l'achèvement du second, serait la mobilité générale beaucoup plus grande des aires où il est formé; cette mobilité aurait pour effet d'isoler les scléroblastes en petits groupes et de déterminer ainsi l'édification de nombreux spicules individuels, plutôt que la transformation de quelques-uns en grandes plaques.

Si telle est la condition contrôlant la différenciation du squelette, la faible mobilité des troncs brachiaux de *Ctenocrinus*, — attestée par leur attitude habituelle autant que par la nature des articulations, — expliquerait la continuité du pavement périsomique extérieur.

Mais un autre facteur, et de beaucoup le plus déterminant, doit intervenir. Chez tous les Camerata et les Adunata, le sillon de la portion fixée des bras, qu'elle soit tegminale ou sous-tegminale, est clos de façon permanente. Bien plus, cette fermeture s'étend parfois à des sections importantes de la portion libre. Il en est ainsi chez *Marsupioocrinus* cf. *rosaeformis* (TROOST) (17) et *Eucladocrinus* MEEK parmi les Platycrinitidae (18), *Lampteroocrinus* ROEMER parmi les Dimerocrinitidae (19), *Steganoocrinus* MEEK et WORTHEM parmi les Actinocrinitidae (20), et, sans doute, maints autres encore.

La fermeture totale ou partielle du sillon ambulacraire est un phénomène très général chez les Echinodermes. Il affecte des classes entières : les Ophiuroïdes, les Echinoïdes et les Holorthuries. On le retrouve chez les Cystoïdes (21), les Carpoïdes (22), et, parmi les Crinoïdes, il existe chez les Camerata, les Adunata, les Fistulata (23) et les Comatulides. Chez ces derniers, en particulier, il est corrélatif à des différenciations en vue de l'accomplissement de certaines fonctions spéciales (tactiles, génitales) (24), ou encore à quelque altération du mode habituel de nutrition (25).

(17) Vide supra, p. 10.

(18) Cf. WACHSMUTH, Ch. et SPRINGER, F., 1897, pl. LXXIII, fig. 1, 3; pl. LXXIV, fig. 4, 5.

(19) Cf. SPRINGER, F., 1926, pp. 19-20.

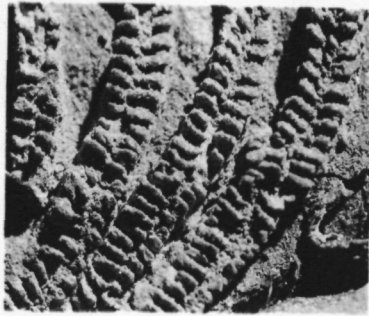
(20) Cf. WACHSMUTH, Ch. et SPRINGER, F., 1897, pl. LXI, fig. 1e, 1f, 3a.

(21) Cf. SPENCER, W. K., 1938. DELPEY, G., 1941.

(22) Cf. GISLÉN, T., 1930, p. 203.

(23) Cf. GISLÉN, T., 1930, p. 202.

(24) P. H. CARPENTER (1884, p. 83, pl. LIV, fig. 1, 2, 3, 5, 6) a attiré pour la première fois l'attention sur des Charitometridae,



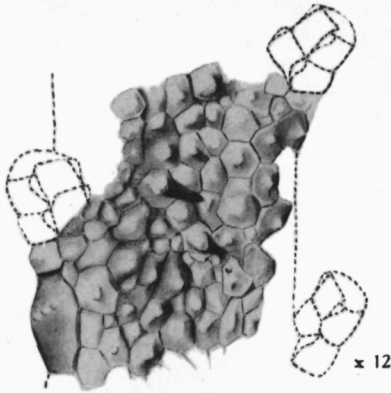
x 6

1



x 10

2



x 12

3



x 6

4



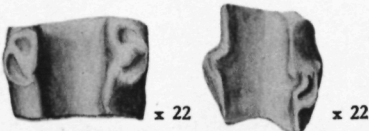
x 22

6



x 12

9



x 22

x 22

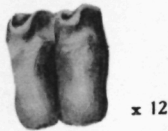
7

8



x 12

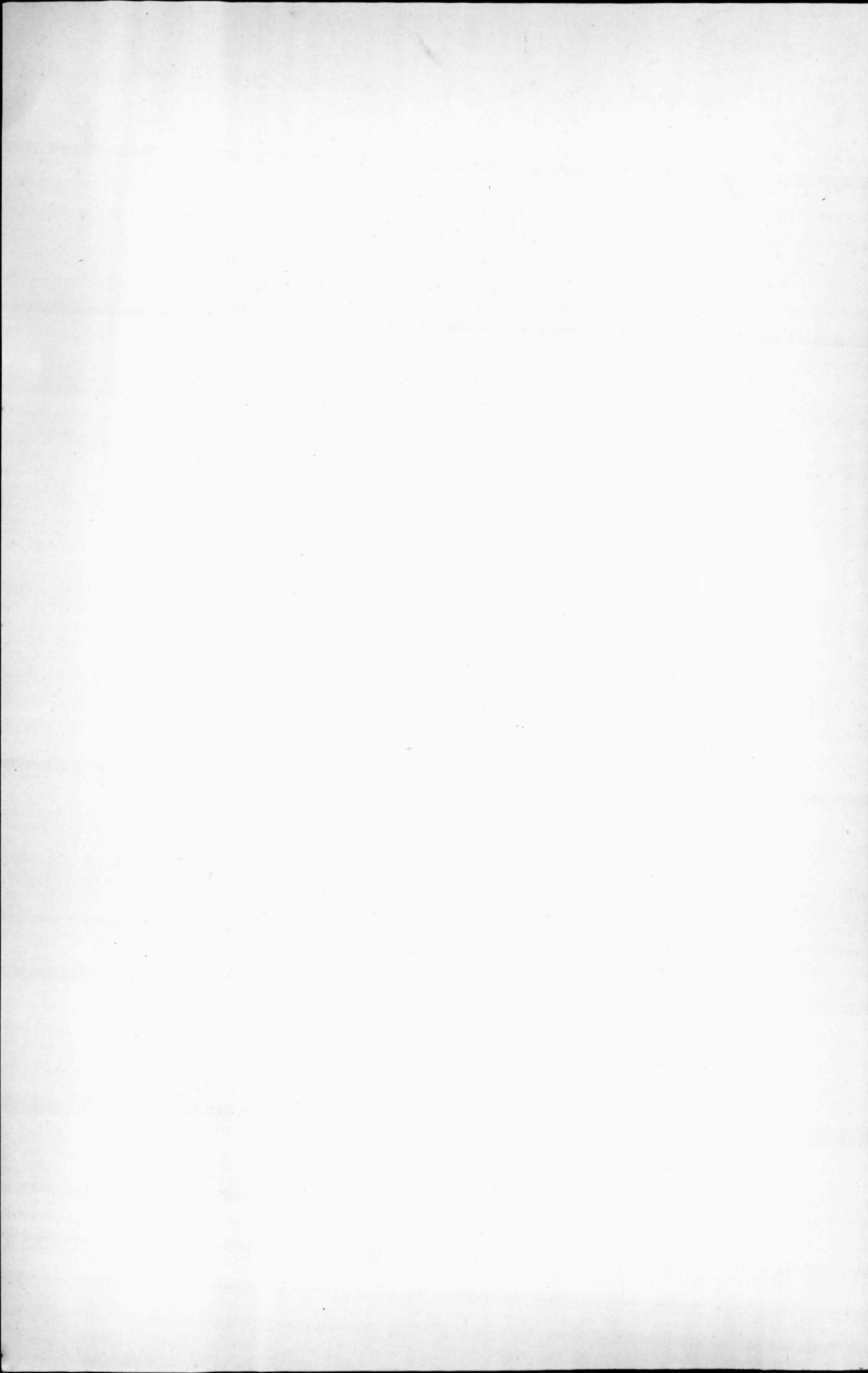
5



x 12

10

G.UBAGHS. — Morphologie des bras chez *Ctenocrinus*



Chez *Otenocrinus*, l'extension uniforme du périsome par dessus les sillons ambulacraires dans les troncs brachiaux les empêche de remplir l'un des rôles essentiels qu'ils tiennent chez les Crinoïdes récents : la capture de la nourriture. En outre, puisque aucune ouverture n'est ménagée dans le pavement superficiel, l'absence de tentacules y paraît probable, et l'on sait l'aide que ceux-ci, chez la Comatule, par leur sécrétion de mucus et leurs mouvements nerveux, apportent à la nutrition (26). La fonction de ces canaux internes, peut-être parcourus par des sortes d'ondes péristaltiques (27), était d'entraîner vers la bouche, dans un courant ciliaire, les aliments recueillis sur les ramules et les pinnules. Leur longueur implique une nourriture extrêmement divisée, et aussi l'existence de quelque mécanisme — à la vérité, inobservé — pour calibrer les particules avant leur admission sous la voûte périsomique (28).

Les ramules pinnulifères entretiennent avec les troncs brachiaux les relations que, toutes choses égales, les brachioles ont, chez *Mesocystis* (29), avec les sillons ambulacraires épithécaux, enfouis eux aussi sous un pavement de plaquettes irrégulières. La facette basi-pinnulaire reproduit exactement la facette brachiolaire, et l'on trouve, ici comme là, un contraste entre la mobilité du dispositif nourricier actif et l'inertie de celui qui seulement convoie les aliments vers la bouche. Des similitudes structurales aussi remarquables ne peuvent-elles indiquer des ressemblances dans les fonctions ?

Chez les Cystoïdes, la faible surface offerte par la portion

dont les gonades sont enserrées dans un corselet de plaquettes anambulacraires, d'une continuité et d'une régularité remarquables. Le même phénomène a été observé dans tous les groupes, et A. H. CLARK (1922, p. 224) le dit fréquent chez *Heliometra* et *Pentametrocrinus*.

(25) Voir la pénétrante étude de T. GISLÉN (1924, pp. 279-295) sur le mode de nutrition des Comastérides.

(26) Les tentacules battent avec rapidité; ils fixent par leur sécrétion les particules rencontrées — surtout des organismes benthoniques et des détritiques, soulevés du fond par les mouvements de l'animal et les déplacements de l'eau — et, d'un mouvement nerveux, les jettent dans le sillon ambulacraire (observations de GISLÉN, T., 1924, p. 274, sur *Antedon*).

(27) Dès qu'une particule étrangère en effleure les lèvres étroitement réunies, le sillon ambulacraire s'entrouve, et des mouvements onduleux, centripètes et centrifuges, en parcourent la longueur (observations de GISLÉN, T., 1924, p. 274, sur *Antedon*).

(28) SPENCER, W. K., 1938. DELPEY, G., 1941, p. 95.

(29) JAEKEL, O., 1899, pl. VI, fig. 5, 6.

collectrice de l'appareil nourricier rendait nécessaire l'intervention compensatoire de mécanismes créateurs et filtres de courants (30). Chez *Ctenocrinus*, pareille nécessité est moins évidente : la surface collectrice est plus développée et les ramules pinnulifères sont morphologiquement plus proches des bras des Crinoïdes récents que ne le sont les brachioles. Si, pourtant, le mode de nutrition avait été identique à celui de la Comatule, d'importants tronçons du système ambulacraire n'auraient pu être soustraits au contact direct avec le milieu extérieur. Ici aussi, c'est dans l'activité plus grande de certaines parties de l'appareil brachial (les pinnules probablement), qu'il faut chercher une compensation, sorte de condition éthologique, à la fermeture d'autres parties (31).

#### L'UNION LATÉRALE DES RAMEAUX DANS LES TRONCS BRACHIAUX.

Si, dorsalement, le sillon médian continue de marquer l'individualité originelle des rameaux, il n'en est plus de même oralement, puisqu'une voûte *unique* recouvre un sillon *commun*.

Ce contraste trouve en partie son explication dans les propriétés du squelette dit primaire, auquel appartiennent les brachiales, et celles du squelette périsomique, qui constitue la voûte orale. Le premier a acquis une plus grande stabilité. Le second, plus variable et toujours sous la dépendance directe des conditions mécaniques locales, témoigne d'un pouvoir d'adaptation morphologique de beaucoup supérieur (32). Le sillon logeant des structures ambulacraires qui, seulement, acheminent la nourriture sans la recueillir, l'on conçoit que le périsome se soit, selon ses potentialités, étendu uniformément par dessus, — phénomène qui n'est point sans rappeler l'oblitération graduelle du sillon ambulacraire dans les bras de certains Comatulides.

Quant à la réunion de deux rameaux, primitivement séparés, en un seul tronc, elle n'est que la manifestation de la plasticité

(30) SPENCER, W. K., 1938.

(31) Si la séparation d'avec le milieu extérieur de la portion proximale des troncs collecteurs principaux me paraît être en relation directe avec le mode de nutrition, d'autres facteurs éthologiques, tels des besoins de protection des régions buccale et péribuccale, ont pu aussi intervenir (cf. GISLÉN, T., 1934, pp. 14-15).

(32) Consultez les intéressantes considérations théoriques de CLARK, A. H., 1915, p. 195.



morphologique du squelette des Echinodermes (33), siège de continuel processus d'accrétion et de résorption. Or, cette dernière paraissant être la plus active, là où les pressions de croissance se font surtout sentir (34), les surfaces accolées ont été réduites au cours du développement individuel jusqu'à ce que, chez l'adulte, les troncs brachiaux ne soient plus constitués que par des portions de rameaux réunis par la tranche.

*Ctenocrinus* aff. *gracilis* montre l'un des stades de cette résorption. Le sillon, encore large et peu profond, est partagé par deux rides longitudinales parallèles, de part et d'autre de la ligne médiane, rides qui ne sont rien, sinon les restes des rebords admédians, incomplètement résorbés, des brachiales primitives (35).

Les transformations débutent dans l'ontogénie (36) (et la phylogénie?) au voisinage du calice, pour s'étendre peu à peu en direction distale. J'ai observé, à la pointe du bras en voie de croissance, chez *Ctenocrinus aculeatus* et *Ct.* sp. indet., que la réunion latérale des rameaux n'était pas encore réalisée. M. TALBOT (1905, p. 25) signale le même phénomène chez *Ctenocrinus beecheri* (TALBOT) du calcaire de Coeymans (Éodévonien) de New-York (37). L'extrémité distale d'un bras de *Melocrinites pulcher* SPRIESTERSBACH du Mésodévonien rhénan, figurée par J. SPRIESTERSBACH (1919, fig. 3, p. 444), témoigne de la même tendance; elle illustre en outre, et comme saisies sur le vif, les modalités de la jonction latérale des rameaux: leur union y est encore incomplète; les brachiales, opposées, ne se rejoignent que par le milieu, et il subsiste, en avant comme en arrière des zones de contact, des ouvertures ovales (38).

(33) C'est assurément l'un des traits les plus saillants de ce groupe, qui, plus que tout autre, semble fait pour une interprétation mécaniciste.

(34) Telle est peut-être l'une des règles fondamentales qui président à la formation du squelette. J'y reviendrai dans un travail ultérieur.

(35) Cf. UBAGHS, G., 1945, p. 11, pl. II, fig. 5.

(36) GOLDRING, W., 1923, p. 124, pl. 9, fig. 6.

(37) E. KIRK (1929, pp. 341-342) tient cette forme, non sans raison, pour un stade de développement de *Ctenocrinus nobilissimus* (HALL).

(38) Comme je l'ai montré (1945, p. 13), ces observations de SPRIESTERSBACH suggèrent une interprétation satisfaisante d'une structure brachiale — celle de *Ctenocrinus gracilis* JAEKEL et de *Ct.* aff. *gracilis*, celle aussi de bras rapportés par O. FOLLMANN

A la base, dans les limites du calice, au niveau des IIBr, sauf peut-être chez les individus adultes des espèces les plus récentes (39), l'autonomie des rameaux est de même conservée. Cette localisation de caractères plus primitifs aux deux extrémités du bras s'explique : à l'extrémité distale, car l'on y trouve des stades ontogéniques antérieurs ; à l'extrémité proximale, car les éléments insérés dans le calice participent à la stabilité morphologique plus grande du squelette apical, — leur disparition ou leur transformation impliquant des réajustements de celui-ci.

L'union latérale des rameaux représente un phénomène tardif, ontogénitiquement et phylogénitiquement. Il a d'ailleurs, en quelque sorte, manqué d'aboutir. Jamais, il n'a revêtu le caractère d'une anchylose. Des sutures ligamentaires existent entre les rameaux, et un sillon longitudinal dorsal n'a cessé de les démarquer. Bien plus, les parties molles n'ont jamais été confondues, comme le démontrent les deux canaux internes découverts chez *Ctenocrinus rhenanus*. Sous la commune enveloppe calcaire, chaque rameau conserve son individualité. Le tronc brachial d'un *Ctenocrinus* n'est pas l'équivalent physiologique d'un seul rameau.

Il en est toujours ainsi chez *Melocrinites*. J'en veux pour preuve ces curieux *Trichotocrinus* du Dévonien supérieur (Portage beds) de New-York (40), *Melocrinites* aberrants, dont la « trichotomie » ne devient morphologiquement compréhensible que dès l'instant où l'on admet conservée la dualité originelle des rameaux. Que l'on superpose au croquis d'OLSSON le trajet des cordes axiales nerveuses, et l'on verra chacun des rameaux

(1887, pl. III, fig. 5), W. E. SCHMIDT (1942, p. 65) et moi-même (1945, p. 15, fig. 2 dans le texte) à *Ctenocrinus decadactylus* (GOLDFUSS) — qui, sous une autre lumière paraîtrait singulièrement aberrante.

(39) W. E. SCHMIDT (1942, p. 222) l'a montré, l'on assiste, au cours du Dévonien inférieur, à la réduction, puis à la suppression, de l'aire iIIBr. Pourtant, il arrive qu'elle soit encore individualisée chez *Melocrinites*.

(40) Cf. OLSSON, A., 1912. GOLDRING, W., 1923, pp. 48-49, 148-153, pl. 16, fig. 6, 7-12.

OLSSON semble avoir considéré les deux branches latérales de la « trichotomie » comme des ramules devenus eux-mêmes ramulifères par la transformation des pinnules primitives en ramules pinnulifères. Ch. WACHSMUTH et F. SPRINGER (1897, p. 85) considéraient d'ailleurs les branches des bras comme des pinnules modifiées.

subir à intervalles rapprochés deux dichotomies quelque peu irrégulières, mais d'un type normal (fig. 1 dans le texte) (41).

A aucun moment de l'histoire des Melocrinitidae, la réunion des rameaux ne paraît donc avoir déterminé leur fusion.

Il n'est point sans intérêt de rappeler ici que les appendices tegminaux de *Gilbertocrinus* paraissent s'être heurtés à la même impossibilité morphologique. Nés du développement hypertrophique de pinnules proximales (SPRINGER, F., 1917, pp.

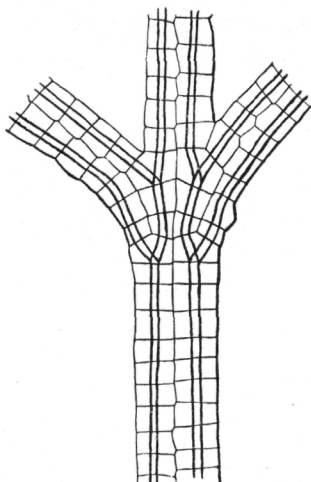


Fig. 1.

45-46), simulant et peut-être remplissant les fonctions de cirrhes énormes (ibid., p. 46), on les trouve, chez diverses formes, dans l'interradius, soudés deux à deux sur une partie de leur longueur. Pourtant, chacun garde son individualité et le canal axial, qui le perforé, n'est point confondu avec celui du tube adjacent. Jamais, dans ces organes, les parties molles ne sont devenues communes.

Cependant, peut-on expliquer, sinon par la coalescence de plusieurs éléments, l'hyperpinnulation si fréquemment observée dans les ramules de *Ctenocrinus* et de *Melocrinites*, alors que, chez des espèces voisines, les ramules sont bisériés et qu'ils ne

(41) Le tracé des cordes axiales dans notre interprétation s'inspire de celui d'*Encrinus*, forme mésozoïque, mais de type paléozoïque. Pour ce fait, il valait d'être choisi.

portent qu'une seule pinnule par ossicule? (42) Mais, parce que ce phénomène, pour se réaliser, n'implique aucune altération des parties molles, qui étaient et demeurent simples, qu'il n'est que l'anchylose de pièces squelettiques adjacentes et ne requiert de celles-ci que des réajustements minimes, parce qu'enfin il ne modifie en rien les relations morphologiques des organes, il se révèle comme étant à la fois d'une autre nature et plus aisé à produire. Il est aussi plus fréquent.

#### LA DISPOSITION BISÉRIÉE DES BRACHIALES.

Les rameaux d'*Alisocrinus* (Silurien moyen et inférieur), au nombre de quatre par radius et tous égaux, sont formés de brachiales très courtes, portant chacune, alternativement à droite et à gauche, une pinnule. Cette disposition laisse supposer que les articles sont quelque peu cunéiformes.

Dans les formes du Silurien supérieur, réunies provisoirement dans le genre *Promelocrinus*, les rameaux internes, grandis, mais pas encore réunis, sont unisériés, tandis que les ramules et les rameaux externes, ces derniers déjà entrés en régression, sont bisériés.

La même organisation se présente chez plusieurs *Ctenocrinus*: *Ct. nobilissimus* (HALL), *Ct. pachydactylus* (CONRAD), *Ct. paucidactylus* (HALL) tous trois du calcaire de Coeymans (Eodévotionien) de New-York (43); *Ct. bigsbyi* (OEHLERT) de l'Eodévotionien de la Mayenne (France) (44); *Ct. typus* BRONN du Siegenien d'Allemagne (45); *Ct. onondaga* (SPRINGER) de l'Onondaga (Mésodévotionien) de l'Ohio (46).

Chez les autres espèces et la plupart des *Melocrinites* (47), la disposition unisériée s'est étendue à tout le système brachial.

(42) Les objections et interprétations de W. GOLDRING (1923, p. 180) et de W. E. SCHMIDT (1942, p. 95) me semblent également étrangères au cas présent.

(43) E. KIRK (1929, p. 342) tient *Mariocrinus ramosus* HALL, *M. beecheri* TALBOT et *M. plumosus* HALL pour des formes jeunes de *Ctenocrinus nobilissimus* et de *Ct. pachydactylus*. Tous trois proviennent d'ailleurs du même niveau et ont ramules et rameaux externes bisériés.

(44) J'ai montré (1945, p. 13, note infrapaginale 10) que *Clonocrinus bigsbyi* OEHLERT est un *Ctenocrinus*, non un *Melocrinites*.

(45) Vide W. E. SCHMIDT, 1942, p. 56, fig. 11d<sub>1</sub>, 11d<sub>2</sub> dans le texte.

(46) Cf. note infrapaginale 5, p. 2, de ce travail.

(47) L'on connaît des *Melocrinites* à ramules bisériés jusque dans le Dévonien supérieur.

Mais, dans les rameaux externes et les ramules, c'est de pseudo-uniserialité (48) qu'en réalité il s'agit, car chaque brachiale porte deux, parfois trois pinnules, et résulte de la coalescence d'ossicules primitivement distincts (vide supra, p. 17).

De cette revue, il se dégage qu'en dépit des apparences la *disposition bisériée est universellement répandue* chez les *Melocrinitidae*, sauf dans les rameaux internes de *Promelocrinus*, *Otenocrinus*, *Melocrinites* et, peut-être, dans les quatre rameaux d'*Alisocrinus*.

Cependant, dans l'ensemble de la série, c'est une nette *tendance vers l'uniserialité*, apparente ou réelle, que l'on relève. J'en vois la preuve chez *Promelocrinus*, dont les rameaux internes, avançant phylogénétiquement les rameaux externes, annoncent l'uniserialité généralisée de *Otenocrinus* et de *Melocrinites*, alors que les seconds, régressifs, semblent les témoins d'un stade antérieur bisérié. Les traces d'une biserialité évanescence, relevées dans les rameaux externes de *Otenocrinus aculeatus* et de *Ot. aff. gracilis*, en sont la confirmation (49).

De cette disposition bisériée ancestrale, l'on ne connaît cependant aucun représentant, à moins que la forme quelque peu en coin des brachiales d'*Alisocrinus* ne soit l'indice d'une biserialité extrême (50).

En tout cas, quelque contradictoires que paraissent ces données, le développement croissant de l'uniserialité aux dépens de la biserialité demeure un fait dont il faudra tenir compte dans la recherche des ancêtres ordoviciens de la famille.

#### CONCLUSIONS.

1. Les articulations brachiales sont ligamentaires. Toutes sont peu ou ne sont pas différenciées, sauf l'articulation pinnulaire proximale, qui est une véritable charnière.

(48) L'uniserialité consistant en la succession d'articles valant chacun une unité morphologique n'est point identique à celle qui est faite d'articles représentant chacun deux ou plusieurs unités morphologiques. La première peut être primitive ou dériver de la biserialité par interpénétration des segments; la seconde est toujours secondaire et résulte d'une soudure intime de segments.

(49) UBAGHS, G., 1945, pp. 8, 11.

Voir aussi GOLDRING, W., 1935, p. 354. Cet auteur note, chez *Otenocrinus mesodevonicus* UBAGHS (= *Melocrinus gracilis* WACHSMUTH et SPRINGER) l'existence, dans un rameau externe gauche postérieur, de plusieurs ossicules légèrement cunéiformes.

(50) Analogue à celle de *Diamenocrinus*. Vide JAEKEL, O., 1895, p. 27.

L'ensemble du dispositif, quoique jouissant d'une certaine souplesse devait contraster, par son inertie, avec les pinnules, organes mobiles et déliés.

2. Le squelette périsomique dans les troncs brachiaux comprend, de même que le tegmen :

à l'extérieur, un pavement simple et continu de plaquettes définies ;

à l'intérieur, parfois, l'armature plus ou moins différenciée des canaux ambulacraires.

Le squelette périsomique des ramules et des pinnules comporte des ambulacrales alternantes (d'après W. E. SCHMIDT).

La voûte orale des troncs brachiaux est homologue au tegmen (les restes éventuels du squelette primaire exceptés).

Dans les troncs brachiaux, le sillon oral est fermé de façon permanente. Les canaux ambulacraires y sont internes. Ils acheminent la nourriture ; ils ne la capturent pas. Dans les ramules et les pinnules, les sillons oraux pouvaient s'ouvrir ; ils entretiennent avec les troncs brachiaux les relations que, chez des Cystoïdes (*Mesocystis*), les sillons ambulacraires des brachioles ont avec les ambulacres épithécaux. — Cette organisation a une signification éthologique. Elle implique un mode de nutrition différent de celui de la Comatule, et qui, peut-être, n'est point sans rapport avec celui des Cystoïdes. Les pinnules semblent en tout cas y avoir joué un rôle particulièrement actif.

3. L'union latérale des rameaux dans les troncs brachiaux, a diversement affecté le squelette périsomique, le squelette primaire et les parties molles.

Le premier est devenu commun aux deux rameaux.

Le deuxième a conservé sa dualité originelle dorsalement — des sutures ligamentaires existent entre les rameaux, qu'un sillon longitudinal n'a cessé de démarquer ; il l'a perdue oralement — le sillon oral est unique.

Les parties molles ont gardé leur autonomie.

Dans les ramules, par contre, c'est une véritable fusion des ossicules entre eux, qui a déterminé l'hyperpinnulation.

4. La disposition bisériée, chez les Melocrinitidae, pourrait être primitive et fondamentale.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE,

MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BATHER, F. A., 1900, *The Echinoderma*, in LANKESTER, E. R., *Treatise on Zoology*, pt. 3. London.
- CARPENTER, P. H., 1884, *Report upon the Crinoidea collected during the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76*. Part. 1. *General Morphology with descriptions of the stalked Crinoids*. (Rep. Sci. Res. Explor. Voyage H. M. S. Challenger, Zoology, XI, London.)
- CLARK, A. H., 1910, *The origin of the crinoidal muscular articulation*. (Am. Journ. Sci. (4), XXIX, pp. 40-44.)
- 1915, *A Monograph of the existing Crinoids*. Vol. 1. *The Comatulids*. Part 1. Smithsonian Inst., U. S. Nat. Mus., Bull. 82, pp. 1-406, fig. 1-602.
- 1922. *Ibidem.*, Part 2, *Ibidem.*, pp. 1-795, fig. 1-1364.
- DELPEY, G., 1941, *Mode particulier de nutrition de certains Echinodermes : l'ouverture interne de la bouche*. (Bull. Soc. Géol. France (5), XI, pp. 87-95, fig. I-III.)
- FOLLMANN, O., 1887, *Unterdevonische Crinoiden*. (Verh. d. nat. Ver. preuss. Rheinl., XLIV, pp. 113-138, pl. II-III.)
- GISLÉN, T., 1924, *Echinoderm studies*. (Zool. Bidrag fr. Uppsala, IX, pp. 1-316, fig. 1-355.)
- , 1930, *Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia*. (*Ibidem.*, XII, pp. 199-304, fig. 1-46.)
- , 1934, *Evolutional series towards death and renewal*. (Ark. f. Zool., Bd. 26 A, N° 16, pp. 1-19, fig. 1-22.)
- GOLDRING, W., 1923, *The devonian Crinoids of the State of New York*. (N. Y. St. Mus., Mem. 16, pp. 1-670, pl. 1-60.)
- , 1935, *New and previously known middle devonian Crinoids of New York*. (Ann. Carnegie Museum, XXIV, pp. 349-368, 1935, pl. XXV-XXVII.)
- , 1936, *Some Hamilton (Devonian) Crinoids from New York*. (Journ. of Paleont. X, n° 1, pp. 14-22, pl. 6, 7.)
- HAARMANN, E., 1921, *Die Botryocriniden und Lophocriniden des rheinischen Devons*. (Jahrb. preuss. geol. L.-A., XLI, pp. 1-87, pl. 1-6.)
- JAEKEL, O., 1895, *Beiträge zur Kenntniss der palaeozoischen Crinoiden Deutschlands*. (Pal. Abhandl. (N. F.) III, H. 1, pp. 1-116, pl. I-X.)
- , 1899, *Stammesgeschichte des Pelmatozoen*. I. *Thecoidea und Cystoidea*, pp. 1-142, pl. I-XVIII, Berlin.
- , 1902, *Verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung*. (Verh. 5 int. zool. Congr. Berlin 1901, pp. 1058-1117.)
- , 1918, *Phylogenie und System der Pelmatozoen*. (Pal. Zeitsch., III, pp. 1-128, fig. 1-114.)

- KIRK, E., 1929, *The status of the genus Mariacrinus Hall.* (Am. Journ. Sci. (5), XVIII, pp. 337-346.)
- MEEK, F. B. et WORTHEN, A. H., 1869, *Notes on some points in the structure and habits of the palaeozoic Crinoidea.* (Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, 1868, pp. 323-334; Am. Journ. Sci. (2), XLVIII, pp. 23-40; Canad. Natur. (n. s.), IV, pp. 434-452.)
- MOORE, R. C. et LAUDON, L. R., 1943, *Evolution and Classification of paleozoic Crinoids.* (Geol. Soc. Am., spec. pap., n° 46, pp. I-X, 1-167, pl. 1-14, fig. 1-18 dans le texte.)
- MÜLLER, Joh., 1859, *Ueber einige Echinodermen der Rheinischen Grauwacke.* (Verh. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1858, pp. 185-193.)
- OLSSON, A., 1912, *New and interesting fossils from the Devonian of New York.* (Bull. Amer. Pal., V, n° 23, pp. 1-14, pl. 6, 7.)
- ROEMER, C. F., 1852, *Beitrage zur Kenntniss der fossilen Fauna des devonischen Gebirges am Rhein.* (Verhandl. d. naturh. Vereins d. Rheinl., IX, pp. 281-288, pl. 7, 8.)
- SCHMIDT, W. E., 1931, *Crinoideen und Blastoideen aus dem jüngsten Unterdevon Spaniens.* (Palaeontogr., LXXVI, pp. 1-34, pl. 1-4.)
- , 1934, *Die Crinoideen des Rheinischen Devons. T. I : Die Crinoideen des Hunsrückschiefers.* (Abh. preuss. geol. L.-A. (N. F.), H. 163, pp. 1-149, pl. 1-34.)
- , 1942, *Die Crinoideen des Rheinischen Devons. T. II : A. Nachtrag zu : Die Crinoideen des Hunsrückschiefers. B. Die Crinoideen des Unterdevons bis zur Cultrijugatus-Zone (mit Ausschluss des Hunsrückschiefers).* (Abh. Reichsstelle f. Bodenforschung (N. F.), H. 182, 1941, pp. 1-253, pl. 1-26.)
- SPENCER, W. K., 1938, *Some aspects of evolution in Echinodermata.* In DE BEER, G. R., *Evolution. Essays on aspects of evolutionary biology presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth birthday.* (Oxfodr, pp. 287-303, pl. I-II.)
- SPRIESTERSBACH, J., 1919, *Neue Versteinerungen aus dem Lenneschiefer.* (Jahrb. kon. preuss. geol. L.-A., f. 1917, XXXVIII, T. I, pp. 434-512, pl. 24-39.)
- SPRINGER, F., 1917, *On the Crinoid Genus Scyphocrinus and its bulbous root Camarocrinus.* (Smithson. Inst. Publ., n° 2440, pp. 1-74, pl. I-IX.)
- , 1921, *The fossil Crinoid genus Dolatocrinus and its allies.* (U. S. Nat. Mus., Bull. 115, pp. 1-59, pl. 1-16.)
- , 1926, *American Silurian Crinoids.* (Smithson. Inst., Publ. n° 2871, pp. 1-239, pl. 1-33.)
- TALBOT, M., 1905, *Revision of the New York Helderbergian Crinoids.* (Amer. Journ. Sci., XX, pp. 17-33, pl. 1-4.)



- UBAGHS, G., 1945, *Contribution à la connaissance des Crinoïdes de l'Éodévonien de la Belgique. I. Révision systématique des Mélocrinitidae.* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XXI, n° 15, pp. 1-24, pl. 1, 2.)
- WACHSMUTH, Ch. et SPRINGER, F., 1879, *Revision of the Palaeocrinoidea.* (Proc. Ac. Nat. Sci., Philadelphia, 1879, 99. 226-378, pl. I-III.)
- , 1890, *The perisomic plates of Crinoids.* (Ibidem, pp. 345-392, pl. IX-X.)
- , 1897, *Monograph of the North American Crinoidea Camerata.* (Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard, XX, pp. 1-937, pl. 1-83.)
-

## EXPLICATIONS DE LA PLANCHE.

Les fig. 1 et 2 reproduisent des photographies non retouchées; les autres, des dessins exécutés par l'auteur à la chambre claire.

1. *Ctenocrinus rhenanus* FOLLMANN. Portions de ramules montrant, rabattu dans le plan oral et assumant un rôle protecteur, le premier segment de chaque pinnule (p. 6).
2. *Ctenocrinus rhenanus* FOLLMANN. Moule interne, trouvé à l'intérieur d'un sillon oral d'un tronc brachial principal, présentant, en creux, la trace de deux canaux parallèles bordés de plaquettes et recevant latéralement les canaux dérivés des pinnules (p. 8).
3. *Ctenocrinus* sp. indet. Voûte orale d'un tronc brachial principal (région distale), formée d'un pavement de plaquettes (p. 8).
4. Ibidem. La figure montre, dans la région moyenne, le raccord du pavement périsomique avec les Br (p. 8).
5. *Ctenocrinus aculeatus* UBAGHS. Facette articulaire servant à l'insertion d'un ramule sur un tronc brachial principal (p. 3).
6. *Ctenocrinus aculeatus* UBAGHS. Facette pinnulaire proximale, vue latérale (p. 4).
7. Ibidem, vue orale (p. 4).
8. *Ctenocrinus* aff. *gracilis* JAEKEL. Facette pinnulaire proximale, vue orale (p. 4).
9. *Ctenocrinus* sp. indet. Facette articulaire proximale, vue orale (la moitié gauche de la figure montre seule clairement l'articulation) (p. 4).
10. Ibidem. Vue latérale (p. 4).