

Echinodermes : Crinoïdes Isocrinidae

Michel ROUX*

RÉSUMÉ

Les Crinoïdes pédonculés recueillis par la campagne MUSORSTOM sont des Pentacrines (Isocrinidae) appartenant aux genres Metacrinus et Saracrinus. Quatre espèces sont décrites dont une nouvelle: M. musorstomae. La validité du genre Saracrinus est démontrée. L'analyse détaillée de l'organisation du squelette met en évidence les tendances évolutives des Pentacrines. Elle souligne les aspects archaïques des genres Metacrinus et Saracrinus. Les données dégagées de l'étude du matériel MUSORSTOM sont confrontées aux travaux antérieurs et à un bilan des connaissances sur les Pentacrines actuelles et fossiles. Loin de représenter un groupe de « fossiles vivants », les Pentacrines actuelles sont particulièrement diversifiées par rapport aux fossiles. Les genres Metacrinus et Saracrinus sont interprétés comme des taxons d'origine récente ayant tout juste amorcé leur radiation adaptative.

ABSTRACT

The MUSORSTOM Expedition has gathered stalked Crinoids (family: Isocrinidae) belonging to the two genera Metacrinus and Saracrinus. Four species are described here, M. musorstomae is a new one. The validity of the genus Saracrinus is confirmed. The organization of the skeleton is analysed. It shows some aspects of the evolution of the Isocrinidae. Metacrinus and Saracrinus present several primitive characteristics. The study of the MUSORSTOM specimens permits a review of our knowledge about recent and fossil Isocrinidae. The recent representatives of this family are more highly diversified than the fossil one. It becomes apparent that Metacrinus and Saracrinus are two young taxa at the outset of their adaptive radiation.

* Laboratoire de Paléontologie, Université Paris-Sud, Bat : 504, 91405 Orsay cedex, et Centre de paléontologie stratigraphique et paléocéologique, associé au CNRS (L.A. 11).

Adresse actuelle : Département d'Études Océaniques, Centre Océanologique de Bretagne, B. P. 337, 29273 BREST Cedex.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	478
I. VUE D'ENSEMBLE SUR LES PENTACRINES	
1. Principaux travaux.....	479
2. Morphologie générale.....	479
3. Systématique.....	481
4. Biogéographie.....	482
5. Écologie.....	483
II. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE	
1. Révision critique des genres <i>Metacrinus</i> et <i>Saracrinus</i>	484
2. Description du matériel recueilli.....	486

Remarques préliminaires (p. 486). — Genre *Saracrinus* : *S. superbus* (p. 486). — Genre *Metacrinus* : *M. interruptus* (p. 492), *M. musorstomae* (p. 496), *M. serratus* (p. 500).

III. ONTOGÉNÈSE ET CARACTÈRES MORPHO-FONCTIONNELS

1. Au niveau de la couronne.....	503
a. organisation morphofonctionnelle des pinnules.....	504
b. organisation des bras.....	505
2. Au niveau du pédoncule.....	508
a. composition des nodolaxis.....	508
b. caractères des articulations.....	509
IV. CONCLUSIONS	511

INTRODUCTION

Peu de temps avant le début de la campagne MUSORSTOM, une heureuse rencontre avec J. FOREST me permit d'attirer son attention sur la présence très probable de Crinoïdes pédonculés d'un grand intérêt dans le secteur qui devait être exploré. C'était effectivement le cas et plusieurs stations fournirent des spécimens de grandes Pentacrines appartenant aux genres *Metacrinus* et *Saracrinus*. Je ne saurais trop remercier J. FOREST de m'avoir donné l'occasion d'étudier cet attrayant matériel qui se trouve aujourd'hui conservé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Section Echinodermes).

Les Pentacrines des genres *Metacrinus* et *Saracrinus* sont très probablement les descendants des principales formes qui peuplaient les mers mésozoïques et avec lesquelles elles gardent d'importantes affinités. Il serait toutefois abusif de les considérer comme des fossiles vivants. D'une part, elles se distinguent des Pentacrines fossiles mésozoïques et des autres genres actuels par un caractère important : le nombre de pièces primibrachiales se situe généralement entre 4 et 7. D'autre part, dans les deux genres, une grande diversité d'espèces a été décrite dont la variabilité des caractères semble souvent élevée par comparaison aux autres Pentacrines. On peut se demander s'il ne s'agit pas d'un groupe apparu récemment et encore en cours de diversifica-

tion. Son intérêt en est donc décuplé pour un paléontologiste qui tente de mieux comprendre les grands aspects de l'évolution des Pentacrines depuis leur apparition au Trias, à la lumière d'une meilleure connaissance de leurs représentants actuels.

Le matériel recueilli aux Philippines par la campagne MUSORSTOM, offre donc des perspectives de recherches allant au-delà de sa simple description. Il a notamment permis d'aborder une révision critique des genres *Metacrinus* et *Saracrinus* et un réexamen des types des principales espèces collectées il y a un siècle lors du voyage du *Challenger*. Il m'a semblé utile, aussi, de situer l'originalité des deux genres à la faveur d'une rapide revue des connaissances acquises à ce jour sur les Pentacrines actuelles.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement M. J. FOREST (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris) qui m'a confié les Crinoïdes pédonculés de la campagne MUSORSTOM, et Miss A. M. CLARK (British Museum, Natural History) qui m'a permis d'étudier sur place à Londres une remarquable collection de Pentacrines dont les types du *Challenger*. Les microphotographies au M.E.B. ont été réalisées grâce à l'amabilité de M^{me} RAGUIDEAU (Orsay), de M^{lle} CHAPUIS (Sceaux) et de M^{mes} ANDRE et GUILLAUMIN (Paris VI). Les macrophotographies sont dues à la collaboration de J. DIDELOT (Orsay).

Liste des Stations à Pentacrines

Station 12. — 14° 0,8' N, 120° 20,5' E à 14° 0,5' N, 120° 17,2' E, entre 187 m et 210 m : *Metacrinus interruptus* (1 exemplaire).

Station 20. — 13° 59,2' N, 120° 18,2' E à 14° N, 120° 22,3' E, entre 208 m et 222 m : *Metacrinus musorstomae* nov. sp. (1 exemplaire).

Station 21. — 14° 1' N, 120° 22,8' E à 14° 2,8' N, 120° 24,3' E, entre 174 m et 223 m : *Metacrinus musorstomae* nov. sp. (1 exemplaire), *Saracrinus superbus* (2 exemplaires).

Station 27. — 13° 59,8' N, 120° 18,6' E à 14° 0,5' N, 120° 15,7' E, entre 188 m et 192 m : *Saracrinus superbus* (1 exemplaire), *Metacrinus musorstomae* nov. sp. (1 bras).

Station 32. — 14° 2,2' N, 120° 17,7' E à 13° 59,4' N, 120° 18' E, entre 184 m et 193 m : *Metacrinus interruptus* (1 tronc brachial).

Station 35. — 13° 59' N, 120° 18,5' E à 14° 0,8' N, 120° 16,5' E, 186 m à 187 m : *Metacrinus interruptus* (6 exemplaires).

Station 36. — 14° 1,2' N, 120° 20,2' E à 14° 0,3' N, 120° 17' E, 187 m à 210 m : *Metacrinus interruptus* (1 exemplaire).

Station 42. — 13° 55,1' N, 120° 28,6' E à 13° 54,1' N, 120° 29,1' E, entre 379 m et 407 m : *Metacrinus serratus* (2 exemplaires).

Station 51. — 13° 49,4' N, 120° 4,2' E à 13° 50,8' N, 120° 3,2' E, entre 170 m et 200 m : *Metacrinus musostomae* nov. sp. (2 exemplaires).

Station 61. — 14° 2,2' N, 120° 18,1' E à 13° 59,7' N, 120° 16,8' E entre 184 m et 202 m : *Metacrinus interruptus* (1 exemplaire).

Station 63. — 14° 0,8' N, 120° 15,8' E à 14° 0,5' N, 120° 16,3' E, entre 191 m et 195 m : *Metacrinus interruptus* (1 specimen).

Station 69. — 13° 58,8' N, 120° 17,3' E à 14° 0,9' N, 120° 19' E, entre 187 m et 199 m : *Metacrinus interruptus* (2 exemplaires).

Station 73. — 14° 15' N, 120° 31,2' E à 14° 16,6' N, 120° 31,8' E, entre 70 m et 76 m : *Metacrinus musostomae* nov. sp. (1 pédoncule).

I. VUE D'ENSEMBLE SUR LES PENTACRINES

1. Principaux travaux

Connues comme fossiles bien avant que la première espèce actuelle fut décrite par GUETTARD (1761), les Pentacrines n'ont suscité qu'un nombre limité de travaux fondamentaux. Le plus remarquable reste l'ouvrage de P. H. CARPENTER (1884) où sont décrits les spécimens recueillis par le *Challenger*. Notons aussi, plus tard, les travaux de DÖDERLEIN (1907) et de GISLEN (1922 et 1924). La classification a été clarifiée par A. H. CLARK (1923).

Récemment, un regain d'intérêt est apparu à l'occasion des premières observations directes des Pentacrines dans leurs milieux de vie (MACURDA et MEYER, 1974 et 1976). Par ailleurs, la microscopie électronique à balayage permet d'approfondir la connaissance des articulations entre les ossicules tant d'un point de vue morpho-fonctionnel (ROUX, 1969 à 1975 ; MACURDA et MEYER, 1975), que systématique (ROUX, 1977).

2. Morphologie générale

Comme tous les Crinoïdes pédonculés, les Pentacrines sont formées d'une couronne de bras reliée par la coupe dorsale au pédoncule par lequel l'animal se fixe sur le fond.

Le pédoncule des Pentacrines est hétéromorphe. Deux types d'ossicules le constituent. Les columnales dites nodales portent chacune un verticille de cinq cirres. Les internodales, dépourvues de cirres, se présentent en nombre variable entre les nodales. Un nodotaxis correspond à une nodale suivie de la série d'inter-nodales conjointes proximale. La section du pédoncule est souvent pentagonale et plus ou moins circulaire distalement. Les cirres à l'extrémité

en forme de griffe s'accrochent aux moindres aspérités du substratum.

La coupe dorsale est peu individualisée chez les Pentacrines. Elle comporte un premier cercle de pièces basales disposées selon les axes de la symétrie pentaradiée du pédoncule. Les cinq pièces radiales alternent avec les basales. Dans leur prolongement se développent les cinq troncs brachiaux de la couronne. Les pièces infrabasales furent mises en évidence chez les Pentacrines actuelles par DÖDERLEIN (1907), puis par A. H. CLARK (1908 a). Elles se situent au centre du cercle de basales et ne sont pas visibles extérieurement.

Les bras subissent des divisions dichotomiques au niveau de pièces brachiales axillaires. Le nombre des divisions est variable selon les espèces et même parfois selon les spécimens. La plupart des brachiales portent une pinnule dont l'organisation est l'homologue de celle d'un bras embryonnaire. Par les pinnules et les bras, les gouttières nutritives convergent vers la bouche ouverte au centre du tegmen. L'anus s'ouvre à l'extrémité d'un sac anal développé au niveau d'un interradius particulier du tegmen.

Les articulations entre les ossicules du squelette (fig. 1) sont de divers types (Roux, 1974). La plupart des columnales sont articulées par des symplexies (créneaux s'emboîtant dans des fossettes de la facette opposée). Les articulations distales des nodales ankylosées présentent des facettes plus ou moins planes (synostoses secondaires). Les symplexies et les synostoses du pédoncule sont pentaradiées. L'aréola ligamentaire est subdivisée en cinq zones pétaloïdes entourées par le crenularium. Les brachiales sont unies généralement par des synarthries pourvues d'une crête fulcrale de part et d'autre de laquelle les ossicules basculent. Les mouvements des brachiales sont contrôlés par des muscles situés sur le côté interne des articulations et dont la contrac-

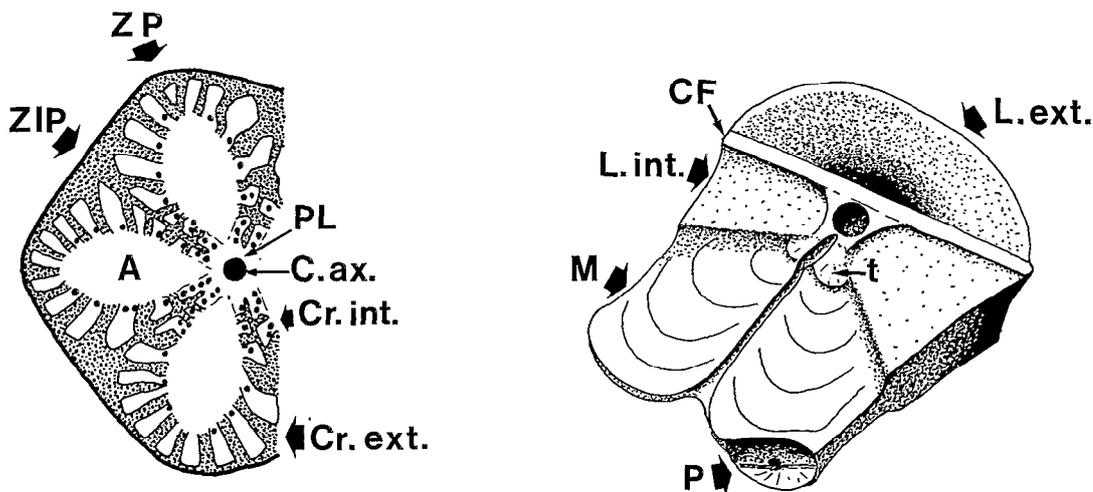


Fig. 1. — Morphologie des articulations du pédoncule et des bras.

A gauche : articulation du pédoncule (symplexie); ZP : zone pétaloïde; ZIP : zone interpétaloïde; A : aréola pentalobée; C. ax. : canal axial; Cr. ext. : crenularium externe; Cr. int. : crenularium interne; PL : périlumen.
A droite : articulation des bras (synarthrie); P : insertion de la pinnule; CF : crête fulcrale; L. ext. : zone ligamentaire externe; L. int. : zone ligamentaire interne; M : surface d'insertion musculaire; t : témoin du stade ontogénétique des corbeilles d'insertion musculaire des pinnules.

tion provoque la fermeture de la couronne. Les bras possèdent aussi des articulations non fonctionnelles, aux faces planes (synostoses primaires). C'est à leur niveau que se produisent les autotomies puis les régénérations fréquentes au sein de la couronne.

Il est indispensable de décrire avec précision l'organisation microstructurale des articulations du squelette. La distinction des principaux types de réseaux calcitiques est à la base de l'analyse microstructurale.

Des spicules initiaux de calcite sont à l'origine du squelette des Echinodermes. Leur jonction en un réseau (ou stéréome) peut être mise en évidence lors d'une altération ménagée (pl. II, fig. 9).

Un ossicule d'Echinoderme a les caractères physiques et optiques d'un monocristal de calcite (NICHOLS et CURREY, 1968; NISSEN, 1969). Le réseau calcitique semble s'accroître et s'épaissir par incorporation de nouveaux granules calcitiques élémentaires. Cette incorporation est parfois imparfaite, notamment lors de phases tardives d'épaississement du réseau. C'est ainsi que les granules orientés selon les axes cristallographiques de l'ossicule peuvent être observés distinctement. Parfois et sans qu'il y ait cassure ou corrosion, les orientations cristallographiques apparaissent nettement à la surface du réseau (pl. VII, fig. 7 à 9 et pl. XII, fig. 8 et 9). Nous sommes donc souvent à la limite d'une microstructure polycristalline orientée, telle qu'elle a été suggérée par TOWE (1967).

Deux principaux types de stéréome ont été définis à partir de l'observation des pédoncules de Crinoïdes (ROUX, 1970) et retrouvés sur les autres ossicules (ROUX, 1974; MACURDA et MEYER, 1975) :

— un réseau régulier (réseau α) organisé en microcanaux parallèles par lesquels des faisceaux de fibres collagènes élastiques pénètrent dans l'ossicule (pl. I, fig. 7 et 8) ; et pl. VI, fig. 5 et 6) ;

— un réseau irrégulier (réseau β) à trame plus épaisse qui constitue généralement le corps des ossicules.

Dans les articulations non fonctionnelles (syzygies et synostoses), les facettes sont couvertes par un réseau particulier à mailles fines et à apophyses renflées (réseau synostosal : pl. III, fig. 13) qui peut s'organiser en épaississements réguliers (réseau syzygial : pl. VII, fig. 8) ou en plaques (pl. XIV, fig. 4).

Les fibres musculaires s'insèrent sur une surface couverte d'apophyses plus ou moins régulières (pl. III, fig. 9 ; pl. IV, fig. 3 ; pl. VIII, fig. 5 et 6 ; pl. IX, fig. 6, 9, 11 et 12 ; pl. XII, fig. 5 et 6). Il s'agit d'un excellent repère pour localiser les zones d'insertion musculaire dont l'importance, pour l'interprétation morpho-fonctionnelle, est fondamentale.

3. Systématique

La clef de détermination des genres proposée par A. H. CLARK (1923), privilégie les caractères des bras

par rapport à ceux du pédoncule. J'ai montré (ROUX, 1977) que les articulations du pédoncule, indépendamment de sa morphologie externe, fournissent des critères de détermination significatifs. Les caractères des symplexies semblent plus symptomatiques des genres et ceux des synostoses sont plus spécifiques.

Je propose ci-dessous une mise à jour de la CLEF DE DÉTERMINATION des Pentacrines actuelles.

- 1a. I Br 2 axillaire..... 2
- 1b. I Br 2 non axillaire, symplexies du pédoncule avec un sillon interrégional toujours bien marqué et un crenularium interne différencié..... 6
- 2a. Articulation synarthriale entre les I Br avec, généralement, une forte symmorphie, réseau stéréomique de l'areola des symplexies du pédoncule possédant des mailles nettement losangiques..... 3
- 2b. Articulation synostosale entre les I Br avec au plus une faible symmorphie. Section transversale des colonnes montrant des zones pétales lancéolées sans réseau stéréomique à mailles losangiques..... 4
- 3a. 10 bras, pédoncule généralement de section circulaire dont les symplexies montrent des zones pétales tendant à devenir nettement triangulaires..... *Hypalocrinus*
- 3b. plus de 10 bras..... *Neocrinus*
- 4a. Nombre de II Br, III Br et au-delà, généralement supérieur à 6. Symplexies du pédoncule avec un crenularium interne et un périlumen bien différenciés... *Cenocrinus*
- 4b. Nombre de II Br et III Br, toujours inférieur à 4. Symplexies du pédoncule avec le crenularium laissant les zones pétales ouvertes vers l'extérieur..... 5
- 5a. Les deux premières brachiales de chaque série unies par une synostose, la deuxième ou la troisième étant axillaire. Pas de sillon interrégional sur les facettes des symplexies du pédoncule..... *Diplocrinus*

5b. L'articulation II Br 1-2 jamais synostosale, généralement II Br 4 axillaire et articulation II Br 3-4 synostosale. Symplexies du pédoncule avec de larges sillons interrégionaux..... *Teliocrinus*

6a. I Br 4 fréquemment axillaire, nombre de I Br, toujours inférieur à 6..... *Saracrinus*

6b. I Br 7 fréquemment axillaire, nombre de I Br généralement supérieur à 5, exceptionnellement inférieur (uniquement alors sur un tronç de la couronne)..... *Metacrinus*

Par rapport à la classification de A. H. CLARK, la modification la plus importante est l'incorporation des taxons *Endoxocrinus* et *Annacrinus* dans le genre *Diplocrinus* que l'examen des spécimens du British Museum m'a confirmée (1).

Comme A. H. CLARK, je pense qu'aucun genre actuel ne peut être mis en synonymie avec le genre fossile *Isocrinus*. En revanche, trois genres actuels ont été signalés dans les faunes fossiles : *Neocrinus* dès le Crétacé (RASMUSSEN, 1961), *Diplocrinus* dès l'Éocène (ROUX et PLAZIAT, 1978) et *Metacrinus* dès le Miocène (ROUX et MONTENAT, 1977). J'ai souligné, par ailleurs, les fortes affinités qui existent entre le pédoncule d'*Hypalocrinus* et celui des *Balanocrinus* jurassiques (ROUX, 1977). Il n'y a donc aucune coupure tranchée entre les formes actuelles et fossiles de Pentacrines.

Il me semble nécessaire pour clarifier la classification des Pentacrines, de subdiviser la famille des Isocrinidae en plusieurs sous-familles (2) :

A : ISOCRININAE NOV. : Sous-famille regroupant les genres d'Isocrinidae possédant I Br 2ax et un nombre de II Br généralement supérieur à 6. Seul genre actuel : *Cenocrinus*. Genres fossiles : *Isocrinus*, *Chariocrinus*, *Nielsenocrinus*. Trias-Actuel.

(1) Le spécimen (ROUX, 1977) dont j'ai décrit par erreur les articulations du pédoncule sous le nom *Endoxocrinus*, s'est avéré appartenir à une espèce juvénile de *Metacrinus* totalement disloquée dans son bocal. Une étude en cours (MACURDA et ROUX, à paraître) m'a permis d'observer les fortes affinités des caractères du pédoncule dans ces trois taxons.

(2) Au moment de déposer le présent travail, je reçois la publication dans laquelle KLIKUSHIN (1977) propose la subdivision de la famille des *Isocrinidae* en trois sous-familles : *Isocrininae*, *Metacrininae* et *Isselicerininae*. Malheureusement, je me trouve en désaccord profond avec les regroupements de genres sur lesquels s'appuie la définition de ses sous-familles.

KLIKUSHIN, reprend le principe de l'appartenance de *N. blakei* au genre fossile *Isocrinus*, hypothèse que j'ai repoussée dans un précédent travail (ROUX, 1977). On retrouve ainsi *Balanocrinus*, *Neocrinus*, *Hypalocrinus* et *Isocrinus* dans sa sous-famille *Isocrininae*. La sous-famille des *Isselicerininae* avec *Austinoocrinus*, *Doreckocrinus* et *Isselicerinus* constitue de fait un groupe au sein de mes *Balanocrininae* ; il me semble artificiel de l'isoler. Mais la proposition la plus curieuse est de regrouper *Metacrinus* et *Saracrinus* avec *Diplocrinus* et *Teliocrinus* dans sa sous-famille des *Metacrininae*, alors que ces deux types de Pentacrines sont profondément différents par de nombreux caractères. Une sous-famille des *Metacrininae* ne peut être définie, à mon avis, que grâce aux caractères particuliers communs aux genres *Metacrinus* et *Saracrinus*, et, en premier lieu, par le fait que, contrairement à toutes les autres Pentacrines, IBr2 n'est pas axillaire.

B : BALANOCRININAE NOV. : Sous-famille dont les caractères généraux des bras sont identiques à ceux de la sous-famille Isocrininae, elle en diffère par les caractères du pédoncule indiqués dans la clef des genres ci-dessus. Genres actuels : *Neocrinus* et *Hypalocrinus*. Genres fossiles : *Balanocrinus*, *Austinoocrinus*, *Isselicrinus*, *Doreckicrinus* (?). Trias-Actuel.

C : DIPLOCRININAE NOV. : Sous-famille se caractérisant par I Br 2 ax et un nombre de II Br toujours inférieur à 6. Le crenularium des symplexies du pédoncule est toujours largement ouvert vers l'extérieur. Genres actuels : *Diplocrinus* et *Teliocrinus*. *Cainocrinus* est peut-être un des premiers représentants fossiles encore proche des Isocrininae. Probablement apparue dès l'Éocène.

D : METACRININAE NOV. : Sous-famille se distinguant par un nombre de I Br, toujours supérieur à 2. Genres actuels : *Metacrinus* et *Saracrinus*. Probablement apparue dès le Miocène.

D'après GISLEN (1924), les genres jurassiques *Pentacrinus* et *Seiocrinus* se distingueraient assez nettement des autres Pentacrines pour justifier leur appartenance à une famille différente : celle des Pentacrinidae (alors très restreinte par rapport au sens de CARPENTER (1884) et de A. H. CLARK (1923)). Ce n'est pas le lieu de discuter ici un problème qui ne touche qu'un groupe fossile. Je me contenterai de signaler que *Pentacrinus* et *Seiocrinus* me semblent pouvoir constituer une cinquième sous-famille (Pentacrininae) et qu'il serait bon d'abandonner la proposition de GISLEN (1924) pour revenir au regroupement de toutes les Pentacrines en une seule famille. Comparées aux autres Crinoïdes, les Pentacrines constituent un ensemble homogène eu égard aux grands traits communs de leur morphologie.

Il est intéressant de savoir quel est le degré de variabilité des caractères utilisés en systématique. Ceci nécessite l'examen de nombreux spécimens d'une même espèce. La seule espèce sur laquelle ce problème a pu être analysé à ce jour avec un échantillon de plusieurs centaines de spécimens entiers (ROUX, 1976) est *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni*. Le mode de division des bras s'avère ici remarquablement constant ce qui n'est probablement pas sans lien avec le fait que la réduction du nombre de brachiales entre deux divisions est maximale. En revanche, la morphologie externe du pédoncule est nettement plus variable (longueur, nombre d'internodales par nodotaxis). Un programme de travail est en cours (MACURDA et ROUX, à paraître) sur les Pentacrines de la bordure tropicale Ouest Atlantique. Il devrait permettre de mieux cerner les caractères distinctifs des différents taxons en intégrant l'analyse précise des articulations entre les ossicules. Les caractères morphologiques externes de *Metacrinus* et *Saracrinus* semblent les moins

constants parmi les Pentacrines actuelles. La conséquence en est, de toute évidence, la prolifération du nombre d'espèces décrites et une certaine confusion dans la systématique du groupe.

4. Biogéographie (fig. 2)

Seules, deux régions du globe présentent une faune diversifiée de Pentacrines : la bordure tropicale Ouest de l'Atlantique nord et le Pacifique occidental inter-tropical. Dans les deux cas, il s'agit de secteurs où dominent les arcs insulaires, avec en conséquence une grande diversité des fonds océaniques et des conditions de milieux.

Les genres *Cenocrinus* et *Neocrinus* sont localisés dans l'Ouest Atlantique, *Metacrinus* et *Saracrinus* dans le domaine Indo-Pacifique ouest, *Teliocrinus* dans l'océan Indien. Seul, le genre *Diplocrinus* apparaît comme nettement cosmopolite et représenté par plusieurs espèces dans les domaines Atlantique (au moins 3) et Indo-Pacifique (2). Si l'on considère que *Neocrinus* et *Hypalocrinus* semblent avoir de fortes affinités qui les distinguent des autres Pentacrines (ROUX, 1977), ce taxon (sous-famille des Balanocrininae) est alors lui aussi représenté dans les deux domaines. Remarquons aussi que la novation la plus visible dans l'organisation du squelette des Pentacrines depuis le Trias, le nombre de primibrachiales supérieur à 2, se trouve localisée au domaine Indo-Pacifique avec les genres *Metacrinus* et *Saracrinus*.

D'un point de vue historique, certaines hypothèses peuvent être envisagées à partir de la biogéographie actuelle. Les Pentacrines furent particulièrement florissantes dans les mers jurassiques qui occupaient l'emplacement de l'Europe occidentale. Les modifications paléogéographiques considérables dont l'ampleur s'est accrue à partir du Crétacé peuvent se résumer en deux faits majeurs : fermeture de la Téthys entre l'Europe et l'Asie orientale et ouverture de l'Atlantique. La fermeture de la Téthys explique la séparation des Pentacrines en deux provinces isolées, héritières de l'ancienne Mésogée. En conséquence, les taxons ayant survécu depuis le Mésozoïque vont se retrouver de chaque côté : c'est le cas de *Diplocrinus* et des Balanocrinae (*Neocrinus* et *Hypalocrinus*). On est frappé par la forte similitude qui existe entre les espèces atlantiques et pacifiques de *Diplocrinus*. Ce genre avait-il acquis ses caractères distinctifs avant la fermeture de la Téthys?

Mis à part le problème des primibrachiales *Metacrinus*, *Saracrinus* et *Cenocrinus* présentent des affinités certaines avec les *Isocrinus* jurassiques. Les différences entre *Cenocrinus* d'une part, *Metacrinus* et *Saracrinus* d'autre part, pourraient provenir de leur isolement géographique et d'une évolution

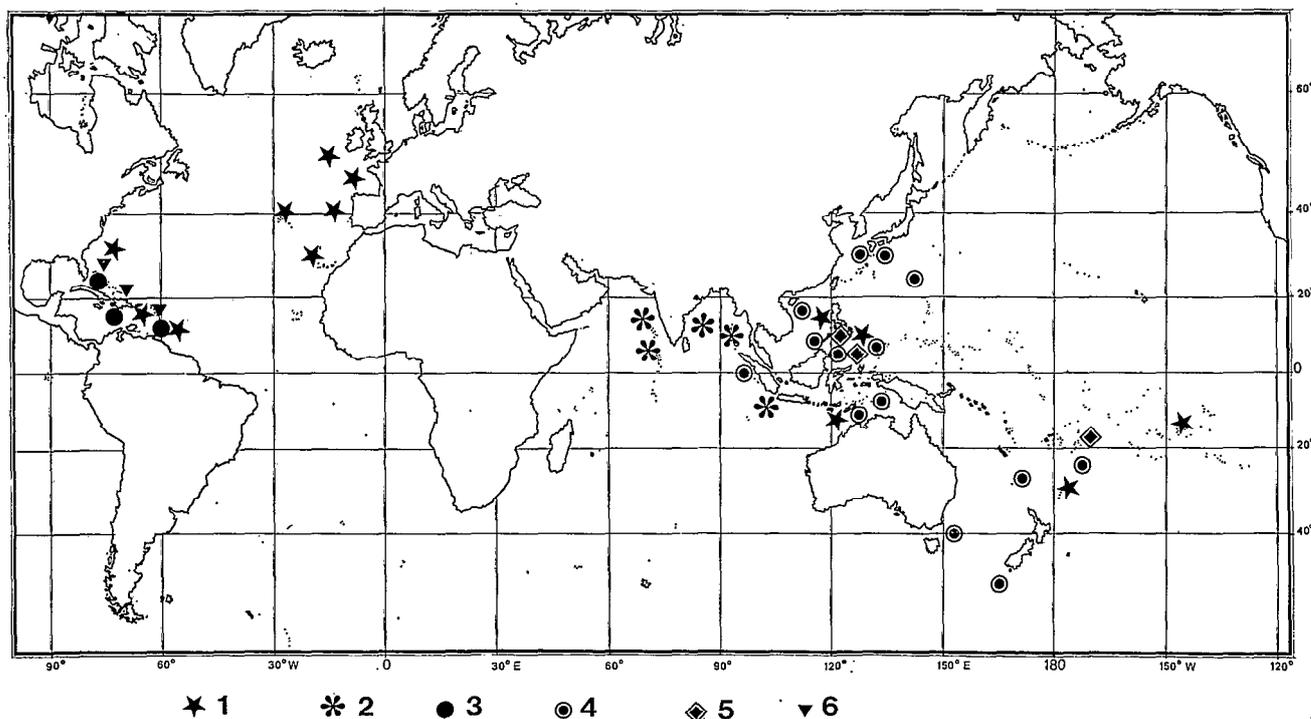


Fig. 2. — Biogéographie des Pentacrines.

1 : *Diplocrinus* ; 2 : *Teliocrinus* ; 3 : *Cenocrinus* ; 4 : *Metacrinus* et *Saracrinus* ; 5 : *Hypalocrinus* ; 6 : *Neocrinus*.

indépendante. Dans ce cas, contrairement aux *Diplocrinus*, leurs caractères génériques n'étaient nullement fixés avant la fermeture de la Téthys.

Il semble que lors de l'ouverture de l'Atlantique, la plupart des formes de Pentacrines soient restées inféodées aux faciès carbonatés de la bordure tropicale occidentale lesquels sont plus rares sur la bordure orientale. La seule espèce orientale, *D. (Annacrinus) wyvillethomsoni*, paraît particulièrement bien adaptée à la vie sur les faciès vaseux du talus bathyal du golfe de Gascogne (Roux, 1976).

La bordure intertropicale du Pacifique occidental reste actuellement la région où les Pentacrines sont les plus abondantes et les plus variées. Les genres *Metacrinus* et *Saracrinus* y présentent la plus grande diversité d'espèces.

5. Écologie

L'écologie des Crinoïdes pédonculés a fait de grands progrès récemment, grâce aux observations de MACURDA et MEYER (1974 et 1976). Les Pentacrines s'accrochent aux moindres aspérités du fond par leurs cirres qui jouent le rôle de grappins. Le

tegmen orienté vers l'aval, la couronne s'étale en travers du courant. Parfois, les bras apparaissent, fortement recourbés à contre-courant. La portance développée ainsi au niveau de la couronne permet l'élévation au-dessus du fond. Bras et pinnules étalés filtrent le courant pour y capter les particules nutritives et contrôlent l'équilibre hydro-statique de l'ensemble (RASMUSSEN, 1976 ; ROUX, 1978).

La présence d'un courant marin est favorable, mais nullement indispensable. La rigidité propre du pédoncule peut suffire à l'élévation de la couronne dont le poids relatif reste faible. En revanche, un courant trop violent est probablement néfaste. Les Pentacrines sont donc rhéophiles, mais jusqu'à un seuil qui reste encore à définir. La plus grande fréquence des Pentacrines dans les régions d'arcs insulaires peut s'expliquer, d'une part, par l'existence de fonds balayés par des courants réguliers de vitesse inférieure au seuil de rhéophobie, d'autre part, par les profondeurs suffisantes pour échapper à l'action des courants de marée trop violent et irréguliers (les Pentacrines ne semblent pas pouvoir s'adapter à un changement fréquent du sens du courant, compte tenu des caractères du pédoncule).

D'un point de vue bathymétrique, les Pentacrines apparaissent comme des animaux essentiellement bathyaux. C'est entre —200 et —600 m qu'elles sont les plus abondantes aux environs des Caraïbes (MEYER, MESSING et MACURDA, 1978) et entre —300 et —700 m en Indonésie. La majorité des espèces ont été signalées entre —100 et —1 000 m. Seules,

Hypalocrinus naresianus et *D. (Annacrinus) wyville-thomsoni* se rencontre au-delà de —2 000 m. Le cas de biotopes situés à une profondeur inférieure à —100 m semble être exceptionnel bien que A. H. CLARK (1923) ait pu noter l'exemple d'un spécimen de *Cenocrinus asterius* venu s'échouer sur une plage de la Barbade.

II. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

1. Révision critique des genres *Metacrinus* et *Saracrinus*

P. H. CARPENTER (1882) créa le genre *Metacrinus* par opposition aux autres Pentacrines actuelles et fossiles avec I Br 2 ax. qu'il regroupait sous le nom de *Pentacrinus*. Il s'en est clairement expliqué dans son ouvrage sur les spécimens recueillis par le *Challenger* (CARPENTER, 1884). En 1923, A. H. CLARK regroupa sous le nom générique de *Saracrinus* les formes qui possèdent I Br 4 axillaire.

Le genre *Saracrinus* ne fut pas considéré comme valide par GILSEN (1927) qui appuyait son argumentation sur l'observation de spécimens (2 de *S. nobilis*, espèce type du genre, et 1 de *M. interruptus*) possédant à la fois des troncs brachiaux avec I Br 4 ax. ou I Br 6 ax. Examinant récemment les caractères des articulations du pédoncule (Roux, 1977), j'ai noté qu'ils fournissaient un argument supplémentaire en faveur de la suppression du genre *Saracrinus*. Les caractères des bras restent toutefois prioritaires dans la systématique des Pentacrines. J'examinerai donc plus en détail ce problème.

L'argumentation typologique étroite de GILSEN (1927) se trouve en fait contredite par l'un de ses remarquables travaux antérieurs (GILSEN, 1922). Il y décrit deux populations, l'une de *S. nobilis*, l'autre de *M. interruptus* recueillies au sud du Japon. Certes, le nombre de primibrachiales peut varier, mais au total la fréquence nettement maximale est à I Br 4 ax. dans le premier cas et I Br 7 ax. dans le second. Si l'on y ajoute, pour renforcer la signification statistique de l'analyse, les données provenant d'autres sources, l'importance de ce caractère distinctif est confirmée (tabl. I).

Il faut remarquer que les synostoses chez *Metacrinus* se situent entre I Br 1+2 et I Br 3+4. C'est à ce dernier niveau que se font fréquemment les autotomies et donc les régénérations. La régénération du tronc peut se faire avec réduction du nombre de brachiales. C'est justement le cas décrit par GILSEN (1922) chez *M. rotundus*.

On notera (tabl. I) que les caractères des II Br et dans une mesure moindre des III Br distinguent les deux genres. Chez *Saracrinus*, le nombre de brachiales entre deux divisions est nettement moins important que chez *Metacrinus*.

Malgré la similitude apparente des caractères des symplexies du pédoncule, je conserverai donc la distinction des deux genres proposée par A. H. CLARK (1923).

Je donnerai ci-dessous la liste des espèces se rapportant à chaque genre en tentant de les regrouper par affinités :

Genre *Saracrinus* A. H. Clark

Espèce type du genre : *Saracrinus nobilis* (Carpenter)

— espèces dont la surface du pédoncule est pourvue d'ornementations : *S. acutus* (Döderlein), *S. angulatus* (Carpenter), *S. batheri* (A. H. Clark), *S. cingulatus* (Carpenter), *S. suluensis* (Döderlein). Notons les très fortes affinités entre *S. acutus* et *S. angulatus*, deux espèces provenant de la même région (îles Kei). Il me semble que l'espèce de DÖDERLEIN (1907) a tout lieu d'être mise en synonymie avec *S. angulatus* de CARPENTER (1884) : morphologie très semblable, mêmes caractères des articulations du pédoncule et stations de récolte identiques ;

— espèces dont la surface du pédoncule est dépourvue d'ornementation : *S. nobilis* (Carpenter), *S. superbus* (Carpenter), *S. varians* (Carpenter).

Cinq variétés de *S. nobilis* ont été décrites. Elles montrent la variabilité de cette espèce et notamment celle des caractères externes du pédoncule. Une clef de détermination a été proposée par DÖDERLEIN (1907) et reprise par GILSEN (1922)

Genre *Metacrinus* Carpenter

Espèce type du genre : *Metacrinus wyvillei* Carpenter

— espèces présentant un nombre d'internodales par nodotaxis nettement supérieur à 10 en moyenne : *M. interruptus* Carpenter, *M. cyanus* H. L. Clark,

TABLEAU I

Division des bras comparée chez les genres : *Saracrinus* et *Metacrinus*

	<i>Saracrinus nobilis</i> var. <i>tenuis</i> (1)	Autres <i>Saracrinus</i> (2)	<i>Metacrinus interruptus</i> (1)	<i>Metacrinus rotundus</i> (1) (3)
I Br ax.	I Br 4 ax. et I Br 5 ax. <i>I Br 4 ax.</i> : 96 %	de I Br 3 ax. à I Br 6 ax. <i>I Br 4 ax.</i> : 80 %, <i>I Br 5 ax.</i> : 15 %	de I Br 5 ax. à I Br 9 ax. <i>I Br 7 ax.</i> : 89 %	de I Br 4 ax. à I Br 13 ax. <i>I Br 7 ax.</i> : 70 %, <i>I Br 8 ax.</i> : 10 %
II Br ax.	de II Br 5 ax. à II Br 8 ax. 1 cas à I Br 15 <i>II Br 7 ax.</i> : 69 %	de II Br 4 ax. à II Br 11 ax. <i>II Br 7 ax.</i> : 45 %, <i>II Br 9 ax.</i> : 25 %	de II Br 7 ax. à II Br 14 ax. <i>II Br 9 ax.</i> : 23 %, <i>II Br 11 ax.</i> : 60 %	de II Br 5 ax. à II Br 13 ax. 1 cas à II Br 2, II Br 15, II Br 20 et II Br 21. <i>II Br 7 ax.</i> : 37 %, <i>II Br 9 ax.</i> : 32 %, <i>II Br 11 ax.</i> : 41 %
III Br ax.	de III Br 9 ax., à III Br 15 ax. <i>III Br 11 ax.</i> : 49 %, <i>III Br 13 ax.</i> : 35 %	de III Br 9 ax. à III Br 19 ax. très rares cas à III Br 7 et III Br 21 <i>III Br 11 ax.</i> : 40 %, <i>III Br 13 ax.</i> : 30 %	de III Br 9 ax. à III Br 26 ax. <i>III Br 11 ax.</i> : 13 %, <i>III Br 15 ax.</i> : 18 %, <i>III Br 17 ax.</i> : 17 %, <i>III Br 19 ax.</i> : 19 %	de III Br 11 ax. à III Br 21 ax. rares dès III Br 7 et jusqu'à III Br 25 <i>III Br 11 ax.</i> : 8 %, <i>III Br 13 ax.</i> : 26 %, <i>III Br 15 ax.</i> : 23 %, <i>III Br 17 ax.</i> : 15 %

(1) D'après GISLEN (1922); (2) d'après CARPENTER (1884 et 1885) et DÖDERLEIN 1907; (3) d'après les spécimens de la collection du British Museum.

M. multisegmentatus Chang et Liao, *M. rotundus* Carpenter, *M. musorstomae* nov. sp.

— espèces présentant un nombre d'internodales généralement inférieur à 10 : *M. costatus* Carpenter, *M. nodosus* Carpenter, *M. serratus* Döderlein, *M. wyvillei* Carpenter, *M. zonatus* A. H. Clark. *M. zonatus* est la seule espèce qui n'ait jamais été figurée. Nous verrons plus loin que *M. moseleyi*, espèce créée par CARPENTER (1884) est à mettre en synonymie avec *M. wyvillei*.

Dans le bilan de la répartition géographique des Metacrininae (fig. 1 et 2), j'ai tenu compte de deux citations dépourvues de figuration et modifiant la distribution de plusieurs espèces. L'une de A. H. CLARK (1908) signale *Saracrinus superbus* et *Saracrinus angulatus* au S.E. du Japon. L'autre de MAC KNIGHT (1973) attribue à *Saracrinus nobilis* et à *Metacrinus wyvillei* deux formes récoltées au large de la Nouvelle-Zélande. Notons que A. H. CLARK (1909 et 1912) ne fournit pas d'indication suffisamment précise sur la localisation de *Saracrinus batheri*, ce qui ne m'a pas permis de noter cette espèce,

figure 2. Il apparaît que *Saracrinus nobilis* est la seule espèce à avoir une large distribution du Japon à la Nouvelle-Zélande. La partie orientale des îles de la Sonde et la bordure occidentale des Philippines recèlent la plus grande diversité de formes. A partir de cette région, certaines espèces s'étendent uniquement vers le nord (*Saracrinus superbus*, *S. angulatus* et *Metacrinus interruptus*), d'autres, uniquement vers le sud (*Metacrinus wyvillei*). *Metacrinus rotundus* et *M. multisegmentatus* ne descendent pas au sud de 15° N de latitude. *Metacrinus cyanus* et *M. nodosus* ne sont connus qu'au-delà de 25° S de latitude. Seules, ces quatre dernières espèces sont inconnues dans l'archipel indonésien et semblent préférer les latitudes plus élevées. Il est nécessaire de nuancer les conclusions biogéographiques concernant les diverses espèces de Metacrininae, compte tenu des nombreux fonds de l'océan Indien oriental et du Pacifique occidental qui restent encore inexplorés et de la grande variabilité morphologique des espèces qui rend souvent délicate l'utilisation des descriptions de spécimens isolés dont l'attribution spécifique est souvent incertaine.

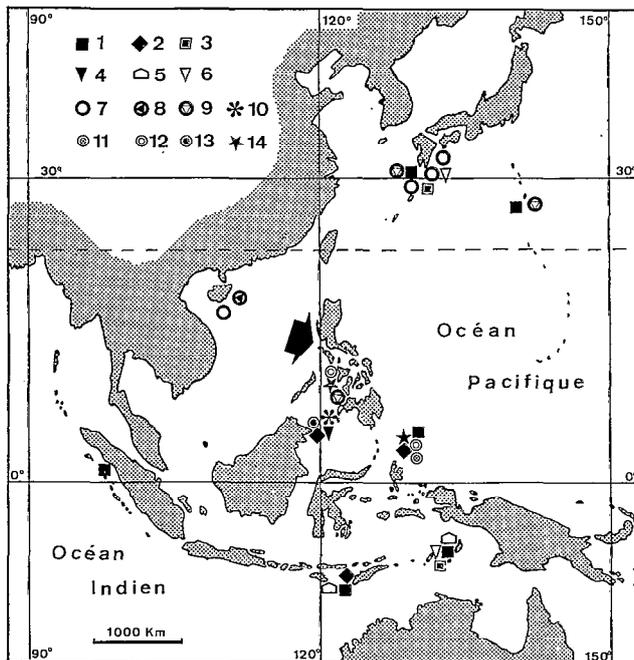


Fig. 3. — Localisation des sites à *Metacrininae* du Japon à l'Indonésie.

1 : *S. nobilis*; 2 : *S. varians*; 3 : *S. superbus*; 4 : *S. suluensis*; 5 : *S. cingulatus*; 6 : *S. angulatus*; 7 : *M. rotundus*; 8 : *M. multisegmentatus*; 9 : *M. interruptus*; 10 : *M. zonatus*; 11 : *M. costatus*; 12 : *M. moseleyi*; 13 : *M. serratus*; 14 : *M. wyvillei*. La flèche localise le site exploré par la campagne MUSORSTOM.

2. Description du matériel recueilli

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Compte tenu des remarques que j'ai énoncées plus haut sur la variabilité des caractères chez les Pentacrinés et, particulièrement chez les *Metacrininae*, il me paraît indispensable de donner des descriptions précises des spécimens examinés afin de pouvoir en reprendre les éléments dans d'éventuelles analyses statistiques. Or rares sont les publications qui fournissent une précision satisfaisante. Pour les *Metacrininae*, je citerai la publication exemplaire de GISLEN (1922) qui est un modèle à suivre pour l'exposé des données de base concernant la morphologie externe du pédoncule et de la couronne. Une description minutieuse de l'organisation des bras exige de mentionner la situation des articulations non musculaires (par exemple, 1+2, 3+4,...) et celle de la pièce axillaire qui termine une série de brachiales (par exemple 7 ax, n 13 ax,...). Afin de ne pas alourdir le texte, je ne donnerai généralement que

le nombre de cas observés de chaque situation sur l'ensemble de la couronne.

DÖDERLEIN (1907), le premier, a résumé les principaux caractères des spécimens décrits en un tableau général très utile pour les comparaisons. Il fut suivi par GISLEN (1922) et CHANG et LIAO (1963). Je tiens toutefois à souligner qu'un tel tableau vient à point en complément d'une description détaillée, mais que dans l'état actuel de nos connaissances sur les *Metacrininae*, il ne peut se suffire à lui-même.

Tous les spécimens recueillis par la campagne MUSORSTOM se sont plus ou moins éviscérés, ce qui n'a pas permis l'observation précise du tegmen.

J'ajouterai, ici, à la description classique de la morphologie externe, celle de la microstructure des articulations du pédoncule et des bras observée au microscope électronique à balayage dont l'importance est de nouveau soulignée par le présent travail. J'ai examiné les articulations de tous les spécimens MUSORSTOM afin d'apprécier leurs variations tant au sein de chaque genre qu'au sein de chaque espèce distinguée. L'intérêt systématique des articulations du pédoncule s'est trouvé confirmé. Il a justifié le réexamen au M.E.B. de celles des types que je n'avais pas décrits dans un travail précédent (Roux, 1977) et qui paraissaient indispensables à la discussion des formes en provenance des Philippines. L'analyse microstructurale exige souvent l'étude de l'ontogénèse et des relations morphofonctionnelles pour aboutir à des interprétations correctes (Roux, 1975). J'en donnerai les résultats après la description spécimen par spécimen, regroupés avec des remarques sur les observations de morphologie externes vues sous l'angle ontogénétique et qui touchent l'ensemble de la sous-famille des *Metacrininae*.

Genre *Saracrinus* A. H. Clark 1923

Saracrinus superbus (P. H. Carpenter) 1885

(Pl. I, 1 à 6 ; pl. II, 1 à 8 ; pl. III ; pl. IV)

Synonymie (limitée aux références importantes) :

Metacrinus superbus 1885, P. H. Carpenter, Trans. linn. soc. London, v. 2, p. 435.

Metacrinus superbus 1907, Döderlein, Siboga Exped., v. 42, p. 48.

Metacrinus superbus 1908, A. H. Clark, Proc. U.S. nat. Mus., v. 34, p. 530.

Metacrinus superbus 1908, A. H. Clark, Proc. U.S. nat. Mus., v. 33, p. 674.

Saracrinus superbus 1923, A. H. Clark, J. Wash. Acad. Sci., v. 13, p. 10.

MATÉRIEL

Musorstom :

Spécimens 1 et 2 : station 21, de 14° 1' N, 120° 22,8' E à 14° 2,8' N, 120° 24,3' E, profondeur entre 174 m et 223 m.

Spécimen 3 : station 27, de 13° 59,8' N, 120° 18,6' E à 14° 0,5' N, 120° 15,7' E, profondeur entre 188 m et 192 m.

Spécimen 4 : station indéterminée.

DESCRIPTION

Tous les échantillons sont d'un vert-bleuté très foncé, la base de la couronne pouvant devenir presque noire.

Spécimen 1 : Le pédoncule est cassé au niveau du 15^e internode, la couronne est en partie disloquée, de nombreux bras s'étant autotomisés. Dans les 5 cas : I Br 1+2 3 4 ax. ; II Br : 6 ax. (1 cas), 7 ax. (2 cas), 2+3 (1 cas), 3+4 (9 cas) ; III Br : 11 ax., 15 ax., 19 ax. (1 cas chaque), 3+4 (5 cas), 4+5 (1 cas) ; IV Br : 17 ax. (2 cas), 19 ax., 21 ax., 33 ax. (1 cas chaque), 3+4 (3 cas), 5+6 (1 cas), 9+10 (1 cas) ; V Br : 17 ax. (1 cas), 3+4 (9 cas), 7+8 (1 cas).

La largeur des brachiales est toujours la même à l'intérieur de chaque série : 6,8 mm (I Br), 5,5 mm (II Br), 3,4 mm (III Br). Ce caractère distingue nettement les spécimens de *Saracrinus* de ceux attribués au genre *Metacrinus* dont la taille des brachiales tend à diminuer du côté proximal vers le côté distal à l'intérieur des premières séries et notamment des I Br.

Les premières pinnules apparaissent toutes sur I Br 2, à droite (3 cas) ou à gauche (2 cas). Leur longueur varie de 18 mm à 20 mm pour un maximum de 16 articles. Elles sont aplaties symétriquement. Sur les II Br s'insèrent des pinnules légèrement plus courtes. A partir des III Br, les pinnules comportent entre 16 et 18 articles et leur longueur ne dépasse pas 15 mm. Elles sont alors aplaties de manière dissymétrique. Les trois derniers centimètres des bras sont fins et dépourvus de vrais pinnules. Celles-ci y sont réduites à l'état embryonnaire formant de petites épines souvent inférieures à 1 mm.

Les radiales sont quatre fois plus larges que hautes. Les basales sont jointives avec une apophyse inférieure toujours très marquée.

Le pédoncule garde une section subpentagonale à partir du treizième nodotaxis. Son diamètre varie peu (7,2 mm à 7,3 mm). Quinze internodes sont conservés. Le nombre total d'internodes au sein d'un nodotaxis est atteint dès le treizième internode. Les pores interarticulaires sont visibles jusqu'au douzième internode. Le nombre d'internodes par nodotaxis mature est toujours de 16 (6 cas). L'épaisseur maximale des nodales est de 2,2 mm ; celle des

internodales de 1,7 mm. Au delà du treizième internode, l'épaisseur des internodales tend à s'égaliser à l'intérieur d'un nodotaxis. La surface externe du pédoncule est lisse, totalement dépourvue d'ornementation.

Les cirres atteignent 6.7 cm de long ce qui équivaut en hauteur à près de trois nodotaxis. Elles sont composées au maximum de 67 articles. Leur section est légèrement ovale proximale puis très rapidement devient subcirculaire. Leur insertion sur la nodale est deux fois plus large que haute et affecte nettement la columnale infranodale.

Spécimen 2 : Cet exemplaire est réduit au pédoncule et au cercle de basales. Le nombre de columnales par nodotaxis est 12 (2 cas), 13 (8 cas). Le pédoncule comporte 19 internodes. Il est cassé distalement au niveau du vingtième internode.

Les pores interarticulaires sont présents jusqu'au onzième internode. Tout le long du pédoncule l'épaisseur des columnales est très variable. Les internodales peu épaisses alternent avec des internodales ayant atteint leur épaisseur maximale. Leur section reste subpentagonale. Vers le douzième internode, le pédoncule se courbe nettement (courbure permanente). La surface externe est lisse et dépourvue d'ornementation.

Les cirres peuvent atteindre 6,8 cm avec une soixantaine d'articles. Les basales montrent de fortes apophyses inférieures.

Spécimen 3 : Cet exemplaire était complet au moment de la récolte, mais s'est disloqué partiellement par la suite. J'ai pu toutefois reconstituer l'organisation de la couronne : I Br : 1+2 (5 cas), 4 ax. (4 cas), 5 ax. (1 cas) ; II Br : 2+3 (7 cas), 3+4 (2 cas), 5 ax. (6 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (2 cas) ; III Br : 3+4 (18 cas), 9 ax. (4 cas), 11 ax. (6 cas), 12 ax. (1 cas), 13 ax. (2 cas) ; IV Br : 3+4 (25 cas), 10 ax., 11 ax., 13 ax. (1 cas chaque), 15 ax. (6 cas), 16 ax. (1 cas), 17 ax. (3 cas), 18 ax. (1 cas), 19 ax. (5 cas), 21 ax., 23 ax. (1 cas chaque) ; V Br : 1+2, 2+3 (1 cas chaque), 3+4 (35 cas), 5+6 (1 cas), 13 ax., 14 ax., 15 ax. (1 cas chaque), 17 ax. (6 cas), 18 ax., 19 ax., 25 ax., 27 ax. (1 cas chaque).

La première pinnule est insérée toujours sur la I Br 2, 2 fois à gauche et 3 fois à droite.

Comme sur le spécimen 1, la largeur des brachiales reste constante à l'intérieur d'une même série : 6,5 mm (I Br), 5,2 mm (II Br), 3,9 mm (III Br). Ici, les II Br sont relativement aplaties et un tubercule souligne l'extrémité externe de l'axe des articulations. Les autres caractères des bras et de la coupe dorsale sont très semblables à ceux du spécimen 1.

Le pédoncule garde une section subpentagonale à partir du treizième internode. Son diamètre varie de 7,5 mm à 7,8 mm. Il est probablement presque complet avec 33 internodes. Dès le huitième inter-

node, le nombre total de columnales par nodotaxis est atteint. Le douzième internode porte les derniers pores interarticulaires. Le nombre d'internodales par nodotaxis mature est : 12 (9 cas), 13 (17 cas). L'épaisseur maximale des nodales est de 2,5 mm et celle des internodales de 2 mm. Au delà de la partie proximale (une dizaine d'internodes), les columnales tendent toutes vers une épaisseur semblable sauf au niveau d'une large courbure permanente du pédoncule (des internodes 22 à 26) où leur hétérométrie est prononcée. La hauteur des nodotaxis matures varie de 1,8 cm à 2,15 cm. Le pédoncule est lisse.

Les cirres peuvent atteindre 6,8 cm dans la partie médiane du pédoncule. Elles présentent alors une soixantaine d'articles. Distalement, elles sont légèrement plus courtes (5,7 cm pour une cinquantaine d'articles).

Spécimen 4 : Il s'agit d'une portion distale de pédoncule comportant deux courbures permanentes, chacune dans un plan perpendiculaire à celui de l'autre. Le diamètre varie peu (8,5 mm à 9 mm). Dix-sept internodes sont conservés. Leur composition est de 12 internodales (5 cas) ou de 13 internodales (12 cas). La hauteur maximale d'un nodotaxis est de 2,1 cm. L'épaisseur maximale des nodales est de 2,6 mm, celle des internodales de 2,1 mm. L'hétérométrie d'épaisseur des internodales se note dans tous les internodes mais plus nettement encore au niveau des courbures permanentes. Les cirres atteignent 7,2 cm soit souvent la hauteur de plus de trois nodotaxis. Elles sont composées alors d'environ 64 articles.

Les articulations du pédoncule

Les symplexies (pl. II, fig. 1, 3 et 6) présentent cinq areola lancéolées entourées d'un crenularium régulier. Le crenularium interne est développé surtout sur les articulations distales. Les aires interpétaloïdes forment des sillons relativement larges s'évasant nettement vers l'extérieur. Le périlumen est bien développé mais sans différenciation microstructurale.

Les synostoses ont une forme très étoilée (pl. II fig. 2 et 4). Le crenularium est bien marqué et régulier sur la bordure externe. Les zones pétaloïdes apparaissent lancéolées et séparées par un large sillon interpétaloïde. Le canal axial est comblé par un réseau lâche relativement régulier. Le lumen secondaire prend une forme subpentagonale ou le plus souvent très irrégulière (pl. II, fig. 5).

Les articulations des bras

Les synarthries ont une crête fulcrale bien en relief (pl. III, fig. 1, 2 et 4). La limite entre les aires musculaires et les aires ligamentaires internes a un aspect très variable. Le canal axial est entouré d'un

périlumen trapézoïdal. Le sillon médian interne bien creusé présente des bords parallèles. Les aires musculaires couvrent près de la moitié de la surface de la facette. Elles deviennent plus étroites côté interne chez les articulations proximales.

Les synostoses ont une forme subovale (pl. III, fig. 3). La zone médiane interne sans être creusée apparaît bien différenciée. Des ponctuations de réseau syzygial se distinguent sur toute la facette. Elles sont toutefois plus discrètes vers le bord externe.

Plusieurs bras de *S. superbis* sont parasités par des Mysostomes. Un pédoncule supporte un grand *Scalpellum* ainsi que de petites Balanes.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Le type de *Saracrinus superbis* décrit par CARPENTER (1885) est conservé au British Museum (Natural History), sous le numéro 85-12-4-1. Il s'agit d'un spécimen très robuste, probablement assez âgé. Neuf bras sont en cours de régénération à partir de la facette synostosale de IV Br 3. Il me semble utile d'ajouter à la description de CARPENTER une analyse précise de l'organisation de la couronne.

I Br : 4 ax. (3 cas), 5 ax. (2 cas, dont 1 cas où la séparation entre I Br 4 et I Br 5 est imparfaite), 1+2 (5 cas) ; II Br : 4 ax. (1 cas), 5 ax. (3 cas), 6 ax. (2 cas), 7 ax. (3 cas), 11 ax. (1 cas) ; III Br : 8 ax. (2 cas), 9 ax. (4 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (5 cas), 3+4 (18 cas), 1+2 (1 cas), 4+5 (2 cas) ; IV Br : 15 ax. (4 cas), 17 ax. (2 cas), 19 ax. (1 cas), 3+4 (22 cas), 4+5 (2 cas) ; V Br : 19 ax. (4 cas), 21 ax. (1 cas), 23 ax. (1 cas), 3+4 (14 cas), 14+15 (1 cas).

Le nombre d'internodales par nodotaxis mature est de : 9 (3 cas), 10 (5 cas), 11 (6 cas). Les cirres sont composés d'environ 67 ossicules. L'aspect rugueux de la surface externe des bras est très prononcé chez le type. C'est par ce caractère que les spécimens recueillis par l'expédition MUSORSTOM en diffèrent le plus. DÖDERLEIN (1907) a distingué le type (variété *typica*) des spécimens de l'expédition Siboga par le nombre d'articles internodaux (*Siboga* : 10 à 14) et celui des ossicules des cirres (*Siboga* : 50 à 54). A mon avis, toutes ces différences relèvent de la variabilité normale des caractères de l'espèce. Il faut reconnaître les très fortes affinités qui existent entre les grands spécimens de *Saracrinus nobilis* et *Saracrinus superbis*. Les deux stations qui ont livré cette dernière espèce lors de l'expédition Siboga ont fourni aussi des spécimens de *S. nobilis*. On peut se demander s'il ne s'agit pas d'une seule et même espèce dont *S. superbis* représente les formes les plus robustes ou les plus âgées. Les variétés de *S. nobilis* se distinguent essentiellement par le nombre d'internodales par nodotaxis ; une clef de détermination en a été donnée par GISLEN (1922). La figure 4 montre qu'en fait, tous les intermédiaires existent

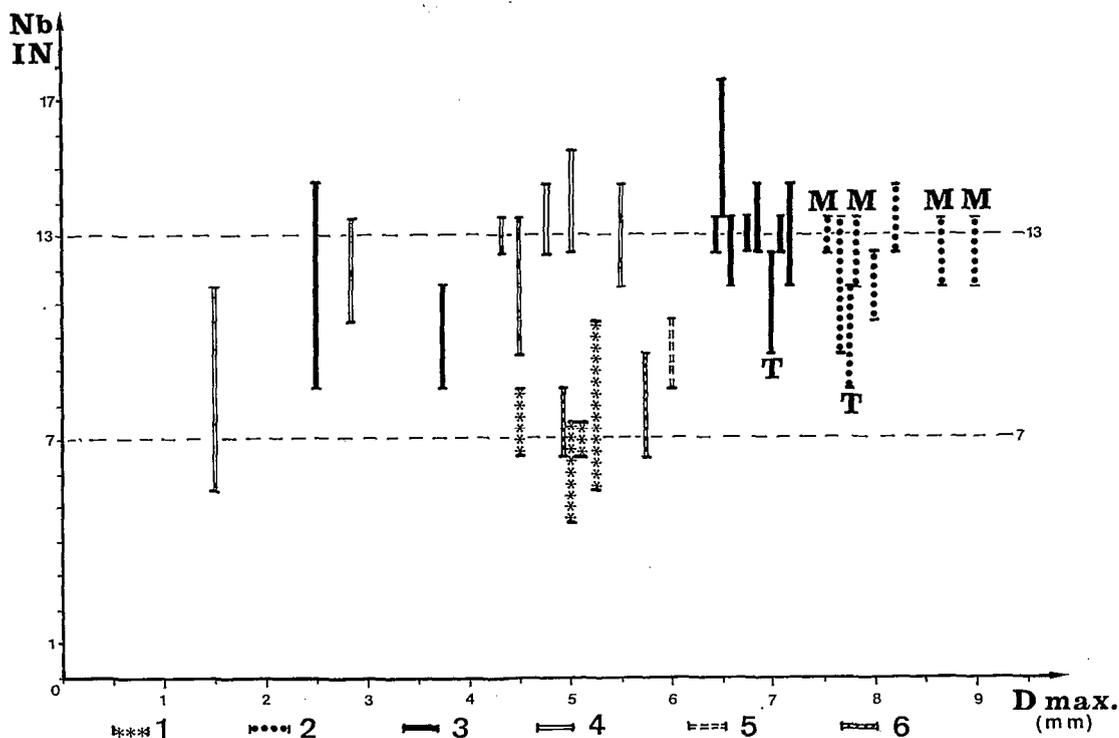


Fig. 4. — Variations du nombre d'internodes par nodotaxis mature en fonction du diamètre maximal du pédoncule chez les *Saracrinus* du groupe *nobilis*.

1, *S. varians* ; 2, *S. superbus* ; 3, *S. nobilis* ; 4, *S. nobilis* var. *tenuis* ; 5, *S. nobilis* var. *timorensis* ; 6, *S. nobilis* var. *sumatranus*... T : type de l'espèce ; M : spécimens MUSORSTOM ; et données d'après GILSEN (1922, 1927), DODERLEIN (1907, 1912), CARPENTER (1884, 1885).

entre 7 et 17 internodes avec une fréquence maximale vers 13 internodes. Il s'agit donc d'un caractère difficilement utilisable en systématique. L'examen du nombre de bras s'accorderait bien avec l'interprétation de *S. superbus* comme forme sénile de *S. nobilis* dans le cas où les régénérations tendraient à l'augmentation, ce qui semble fréquent chez les Pentacrines (GILSEN, 1924 ; ROUX, 1976). Seuls, *S. nobilis* var. *murrayi* et *S. superbus* atteignent ou dépassent un total de 90 bras.

Ce sont encore les articulations du pédoncule qui fournissent les meilleurs critères de distinction. Les symplexes les plus distales gardent toujours des sillons axiaux interradiaux largement ouverts chez *S. superbus* alors qu'ils tendent à se fermer au niveau du crenularium interne chez *S. nobilis*. Les synostoses présentent de nombreux créneaux nets, bien développés interradialement de part et d'autre d'un

sillon axial relativement large chez *S. superbus*. Ces caractères sont peu apparents chez *S. nobilis* et le réseau comblant le canal axial est plus lâche avec une trame plus fine ; la dizaine de grosses mailles qui entourent le canal axial (Roux, 1977, fig. 6 B) paraissent absentes chez *S. superbus*.

En revanche, la confusion entre *S. superbus* et *S. varians* n'est guère possible tant du point de vue de la morphologie externe que de celui des articulations du pédoncule. Les caractères des synostoses de *S. varians* sont très différents de ceux de *S. nobilis* et *S. superbus*. Le canal axial est comblé par un réseau régulier ménageant un lumen secondaire pentalobé (pl. II, fig. 10). Les aires pétaloïdes synostosales sont largement ouvertes sur la bordure externe de la facette (pl. II, fig. 12). Le tableau II résume les principaux caractères des articulations du pédoncule qui distinguent les trois espèces.

TABLEAU II

Principaux caractères des articulations du pédoncule chez les *Saracrinus* du groupe *nobilis*

Caractères Espèces	Nombre de créneaux par zone pétaloïde		Sillon interr radial		Canal axial (2)		Marge externe des zones pétaloïdes (2)
	(1)	(2)	(1)	(2)	Réseau secondaire	Lumen	
<i>S. superbus</i> . . .	15-17	13-16	large	large	Irrégulier assez dense	Irrégulier réduit ou comblé	Fermée ou légèrement ouverte
<i>S. nobilis</i> . . .	12-14	8-10	étroit	très étroit	Irrégulier assez lâche trame fine	Irrégulier et réduit	légèrement ouverte
<i>S. varians</i> . . .	9-11	6-8	mal individualisé	absent	régulier trame fine	pentalobé	nettement ouverte

(1) : simplexies ; (2) synostoses distales des nodales.

TABLEAU III

Principaux caractères des spécimens de *Saracrinus superbus* recueillis par la campagne MUSORSTOM

	Station	21	21	27	?
PÉDONCULE	N° du spécimen	1	2	3	4
	Diamètre (mm)	7,2 à 7,3	8,5 à 8,7	7,5 à 7,8	8,5 à 9
	Nombre internodes	15	20	33	17
	Nombre internodales (1)	13 ^e	12 ^e , 13 ^e	12 ^e , 13 ¹⁷	12 ^e , 13 ¹²
	L. nodotaxis (mm) (2)	22 ⁽¹²⁾	20 ⁽¹⁷⁾	21,5 ⁽¹²⁾	21
	Dernier I.N. avec pores	12	11	12	?
	L. cirres (mm)	67	75	68	72
	Nombre articles cirres	57-61	61-63	60	64
COURONNE	Longueur (mm)	+ de 160	-----	+ de 170	-----
	Nombre de bras	?	-----	+ de 80	-----
	I Br ax. (1)	4 ^s	-----	4 ^s , 5 ^s	-----
	II Br ax. (1)	6 ^s 7 ^s	-----	5 ^s , 6 ^s , 7 ^s	-----
	III Br ax. (1)	11 ^s , 15 ^s , 19 ^s	-----	9 ^s , 11 ^s , 12 ^s , 13 ^s	-----
	P1 } Nombre articles	14 à 16	-----	15 à 16	-----
	{ Longueur (mm)	18 à 20	-----	18,5 à 22	-----
	PBr } Nombre articles	16 à 18	-----	16 à 18	-----
{ Longueur (mm)	13 à 15	-----	14 à 18	-----	

(1) en indice : nombre de cas ; (2) en indice : nodotaxis le plus long mesuré.

Genre *Metacrinus* P. H. Carpenter, 1884

Metacrinus interruptus P. H. Carpenter, 1884

(Pl. V, pl. VI, pl. VII, pl. VIII, pl. IX)

Synonymie (limitée aux références importantes) :

Metacrinus interruptus 1884, P. H. Carpenter, Challenger Reports, v. 11, p. 367.

Metacrinus interruptus 1908, A. H. Clark, Proc. U.S. nat. Mus., v. 34, p. 528.

Metacrinus interruptus 1922, Gislén, Nov. acta reg. soc. Sci. Uppsal., v. 5, n° 6, p. 164.

MATÉRIEL

Musorstom :

Spécimen 1 : station 32, de 14° 2,2' N, 120° 17,7' E à 13° 59,4' N, 120° 18' E, profondeur entre 184 m et 193 m ;

Spécimen 2 : station 36, de 14° 1,2' N, 120° 20,2' E à 14° 0,3' N, 120° 17' E, profondeur entre 187 m et 210 m ;

Spécimen 3 : station 61, de 14° 2,2' N, 120° 18,1' E à 13° 59,7' N, 120° 16,8' E, profondeur entre 184 m et 202 m ;

Spécimen 4 : station 63, de 14° 0,8' N, 120° 15,8' E à 14° 0,5' N, 120° 16,3' E, profondeur entre 191 m et 195 m ;

Spécimens 5 et 6 : station 69, de 13° 58,8' N, 120° 17,3' E à 14° 0,9' N, 120° 19' E, profondeur entre 187 m et 199 m ;

Spécimens 7 à 12 : station 35, de 13° 59' N, 120° 18,5' E à 14° 08' N, 120° 16,5' E, profondeur 186 à 187 m ;

Spécimen 13 : station 12, de 14° 0,8' N, 120° 20,5' E à 14° 0,5' N, 120° 17,2' E, entre 187 m et 210 m de profondeur.

DESCRIPTION

Spécimen 1 : Il s'agit d'un fragment de tronc brachial isolé. Seules, les deux dernières I Br sont conservées. Ensuite, l'une des divisions est cassée à II Br 3+4. L'autre présente la composition suivante : II Br 3+4, 9 ax. ; III Br : 5+6, 17 ax. (1 cas), 3+4, 13 ax. (1 cas) ; IV Br : 3+4 (3 cas), 4+5 (1 cas), 13 ax. (1 cas) ; V Br : 3+4 (2 cas).

La longueur de ce fragment de couronne est d'environ 10 cm. La surface externe est rugueuse. La largeur de la primibrachiale précédant I Br ax. est de 8 mm, celle de II Br 1 est de 6,5 mm et celle de II Br 8 de 4,7 mm. Il existe donc une nette diminution de la largeur des brachiales au sein d'une même série. Ce phénomène est moins sensible chez les III Br (de 3,6 mm à 3,5 mm).

Les premières pinnules ont une section en trapèze régulier aux angles nets. Elles atteignent 26 mm de long pour environ 21 articles. Au niveau des III Br, les pinnules sont aplaties de manière dissymétrique ; l'angle de la bordure distale reste vif et les premiers articles sont plus larges que hauts. Leur longueur est ici d'environ 14 mm pour un nombre d'articles de l'ordre de 17.

La couleur du fragment est d'un blanc laiteux.

Spécimen 2 : La couleur du pédoncule est d'un blanc légèrement rosé. La coupe dorsale est d'un pourpre violacé. La couronne est blanche zonée de bandes pourpres. L'organisation des bras est : I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (1 cas), 6 ax. (2 cas), 7 ax. (2 cas), 9 ax. (1 cas) ; II Br : 1+2 (4 cas), 3+4 (3 cas), 6+7 (1 cas), 5+6 (1 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (4 cas), 8 ax. (2 cas), 9 ax. (2 cas) ; III Br : 3+4 (16 cas), 6+7 (2 cas), 8+9 (1 cas), 9 ax. (1 cas), 11 ax. (1 cas), 12 ax. (1 cas), 13 ax. (4 cas), 15 ax. (4 cas) ; IV Br : 3+4 (21 cas), 4+5 (1 cas), 5+6 (2 cas), 13 ax. (2 cas), 15 ax. (1 cas), 19 ax. (2 cas), 21 ax. (3 cas), 23 ax. (3 cas), 24 ax. (1 cas), 33 ax. (1 cas), 35 ax. (1 cas) ; V Br : 3+4 (24 cas), 4+5 (1 cas).

La largeur des I Br varie de 7,5 mm (I Br 2) à 6 mm (Br précédant l'axillaire). Celle des II Br passe de 5,5 mm à 4,8 mm, et de 4 mm à 3,3 mm chez les III Br. Au delà, la largeur des brachiales devient plus régulière. Le rétrécissement est souvent plus sensible au niveau des synostoses.

Les pinnules apparaissent à partir de I Br 2. Les P² sont fortement aplaties dorso-ventralement au niveau de leurs 5 ou 6 premiers articles qui adhèrent au tegmen. Ce n'est qu'à partir des II Br que les bras deviennent libres. Alors les remarques notées à propos de la forme des pinnules du spécimen 1 se retrouvent.

Les P² atteignent 4 cm de long et environ 27 articles. A partir des IV Br, la longueur des pinnules se réduit nettement, ne dépassant pas 1,4 cm. L'extrémité distale des bras est dépourvue de pinnules sur 3 cm ou 3,5 cm.

Un cas de régénération naissante est à noter à partir d'une II Br 5, et un autre sur le même tronc à partir d'une III Br 3. Deux bras sont en cours de régénération à partir de IV Br 3.

Les radiales sont quatre fois plus larges que hautes. Les basales sont bien développées et jointives. Elles présentent une pointe émoussée subtriangulaire vers le bas.

Seule la fraction proximale du pédoncule a été recueillie avec la couronne, ce qui limite les observations notamment quant à sa morphologie externe. Notons toutefois que les nodales présentent régulièrement un tubercule radial qui apparaît nettement entre deux insertions de cirres. Les columnales sont de forme étoilée à subpentagonales. Leur diamètre est de 6,2 mm au niveau du seizième et dernier

internode conservé. Les pores interarticulaires sont toujours présents. Il semble que le nombre total d'internodales soit atteint dès le douzième internode. La composition des nodotaxis est alors la suivante : 9 internodales (3 cas), 10 (1 cas), 11 (1 cas).

Les cirres les plus longs ont 6,7 cm pour une soixantaine d'articles.

Spécimen 3 : La coloration de cet exemplaire est identique à celle du spécimen 2. L'organisation de la couronne est la suivante : I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (4 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (4 cas) ; II Br : 1+2 (1 cas), 2+3 (3 cas), 3+4 (5 cas), 4+5 (1 cas), 5 ax. (1 cas), 7 ax. (3 cas), 9 ax. (6 cas) ; III Br : 3+4 (16 cas), 5+6 (2 cas), 7+8 (1 cas), 9 ax. (1 cas), 11 ax. (5 cas), 13 ax. (4 cas), 15 ax. (6 cas), 16 ax. (1 cas), 17 ax. (1 cas) ; IV Br : 1+2 (1 cas), 3+4 (34 cas), 4+5 (1 cas), 7+8, 17+18 ; 18+19, 20+21, 26+27, 28+29 (1 cas chaque), 13 ax. (1 cas), 15 ax. (1 cas), 16 ax. (1 cas), 17 ax. (5 cas), 19 ax. (3 cas), 21 ax. (3 cas), 22 ax., 23 ax., 25 ax., 31 ax. (1 cas chaque) ; V Br : 3+4 (36 cas), 18+19 (2 cas), 17 ax. (1 cas), 26 ax. (1 cas).

La largeur des bras varie de 7,3 mm à 6,7 mm (I Br), de 5,2 mm à 4,9 mm (II Br). Elle est plus constante à partir des III Br (3,9 mm).

La première pinnule apparaît toujours sur I Br 2 et dans les cinq cas sur la droite. La morphologie des pinnules est identique à celle des précédents spécimens. Les P² ont jusqu'à 3,3 cm de long pour un maximum de 27 articles. A partir des III Br, les pinnules ont une longueur inférieure à 1,3 cm. Elles deviennent de plus en plus courtes vers l'extrémité distale des bras. Sur les deux derniers centimètres, elles sont réduites à des sortes de petites épines.

Seules deux régénérations en cours ont été observées : l'une naissante à partir d'une II Br 1, l'autre à partir d'une IV Br 7.

Les radiales sont quatre fois plus larges que hautes. Les basales sont jointives et aplaties, dépourvues d'apophyse inférieure.

Dix-huit internodes proximaux du pédoncule sont conservés. Les pores interarticulaires disparaissent au-delà du dixième internode. Le nombre total d'internodales par nodotaxis est atteint dès le huitième internode. La composition des nodotaxis est alors de : 10 internodales (4 cas), 11 (6 cas), 12 (1 cas). Distalement, l'épaisseur des internodales s'homogénéise et ne dépasse pas 1,5 mm. Leur section est régulièrement pentagonale. Chaque face présente une fine carène médiane de largeur irrégulière et qui s'interrompt à chaque arête du pentagone. L'ornementation du pédoncule reste discrète. L'épaisseur des nodales atteint 2 mm. L'insertion des cirres est la plus profonde au niveau de l'articulation proximale de la nodale. Elle affecte donc la morphologie de l'internodale précédente. Elle n'atteint pas l'articulation distale de la nodale.

La longueur des cirres est de 5 cm au plus, soit

3 à 3,5 fois la hauteur d'un nodotaxis. Entre 50 et 55 articles participent à sa composition. Les plus proximaux sont légèrement ovales et fortement aplatis. Leur hauteur croît ensuite mais reste inférieure à leur diamètre et leur section devient circulaire.

Ce spécimen est très semblable au spécimen 2 du point de vue de son aspect général. Il en diffère toutefois par le nombre d'internodes plus réduit proximale n'ayant pas encore atteint un stade de maturité, et par la présence encore de pinnules embryonnaires formant de petites épines vers l'extrémité des bras.

Spécimen 4 : La couleur du pédoncule est vert pâle et la couronne est blanche. La composition de cette dernière est : I Br 1+2 3 4+5 6 7 ax. (5 cas) ; II Br : 2+3 (1 cas), 3+4 (6 cas), 5+6 (1 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (2 cas), 8 ax. (1 cas), 9 ax. (5 cas), 11 ax. (1 cas) ; III Br : 3+4 (17 cas), 4+5 (1 cas), 5+6 (2 cas), 11 ax. (3 cas), 13 ax. (4 cas), 15 ax. (5 cas), 16 ax. (1 cas), 17 ax. (3 cas), 19 ax. (1 cas) ; IV Br : 3+4 (28 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (1 cas), 8+9, 9+10, 13+14, 29+30 (1 cas chaque), 17 ax. (1 cas), 18 ax. (2 cas), 19 ax. (1 cas), 20 ax. (2 cas), 23 ax. (5 cas), 25 ax. (2 cas), 29 ax. (1 cas).

La variation de largeur des brachiales est ici relativement faible à l'intérieur de chaque série : 7,5 mm à 7 mm (I Br), environ 6 mm (II Br), 4,2 mm à 4 mm (III Br), 3 mm (IV Br). La surface externe des bras est très rugueuse.

La première pinnule apparaît toujours à droite de I Br 2. Les P² sont composées d'un nombre (30 à 36) relativement important d'articles pour une longueur maximale de 2,5 cm. Dès les III Br, elles ne dépassent plus 1,2 cm de long. Elles disparaissent complètement sur les quatre derniers centimètres distaux des bras.

La majorité des troncs brachiaux montre à partir de II Br ax. un dispositif symétrique (hétérotomie endotome) limitant la division suivante aux deux rameaux externes (Pl. V, fig. 4). Une seule régénération a été notée à partir de III Br 4.

Les radiales sont toujours environ quatre fois plus larges que hautes. Les basales sont légèrement jointives et présentent un important éperon inférieur plus ou moins en forme de spatule et dont la surface est corrodée ou impressionnée.

La morphologie externe du pédoncule est très proche de celle du spécimen 2. Notamment, les nodales montrent aussi un tubercule radial très net. L'ornementation est légèrement plus marquée que sur le spécimen 3 et la carène médiane des internodales tend à être continue. Une légère hétérométrie en épaisseur des columnales se maintient distalement. Les pores interarticulaires disparaissent au-delà du treizième internode. Le nombre total d'internodales par nodotaxis est la suivante : 9 internodales (4 cas), 10 (4 cas), 11 (2 cas).

La longueur des cirres est au maximum de 5,8 cm soit 3,5 à 4 fois la hauteur d'un nodotaxis. Elles comportent entre 52 et 57 articles.

Spécimens 5 et 6 : La coloration est identique à celle du spécimen 4. Les bras s'étant autotomisés après la capture, je n'ai pu clarifier l'appartenance à l'un ou l'autre spécimen de nombreux éléments isolés. Je donnerai donc un bilan global de l'organisation de la couronne pour ces deux exemplaires : I Br 1+2 3 4+5 6 7 ax. (10 cas) ; II Br : 3+4 (18 cas), 7 ax. (4 cas), 8 ax. (1 cas), 9 ax. (3 cas), 11 ax. (6 cas) ; III Br : 3+4 (22 cas), 4+5 (5 cas), 5+6 (1 cas), 6+7 (1 cas), 7+8 (2 cas), 11+12 (1 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (3 cas), 12 ax. (1 cas), 13 ax. (3 cas), 14 ax. (2 cas), 15 ax. (2 cas), 17 ax. (3 cas), 19 ax. (1 cas), 21 ax. (1 cas) ; IV Br 3+4 (25 cas), 4+5 (2 cas), 6+7 (1 cas), 15 ax. (1 cas), 17 ax. (5 cas), 19 ax., 20 ax., 21 ax. (1 cas chaque), 22 ax. (3 cas) ; V Br : 3+4 (21 cas), 5+6 (1 cas), 11+12 (1 cas).

Je n'ai noté qu'un cas de régénération en cours à partir de II Br 3. La plupart des caractères de la couronne sont identiques à ceux du spécimen 4. Dans les deux cas l'extrémité des bras porte des pinnules embryonnaires sur plusieurs centimètres. Le spécimen le plus jeune (sp. 5) présente des radiales seulement deux fois plus larges que hautes. L'aplatissement plus accentué des radiales des autres exemplaires pourrait donc s'affirmer au cours de l'ontogenèse. Les basales du spécimen 6 sont globuleuses et non jointives. Celles du spécimen 5 ne s'accolent que par la pointe des angles latéraux et possèdent une apophyse inférieure marquée.

L'aspect juvénile du spécimen 5 s'affirme par trois caractères du pédoncule : un diamètre maximal inférieur (5,5 mm contre 7 mm chez sp. 6), les pores articulaires conservés jusqu'au seizième internode (jusqu'au treizième chez sp. 6) et un nombre d'articles par cirre toujours inférieur à 50. Le nombre d'internodales par nodotaxis mature est respectivement chez le spécimen 5 : 10 (3 cas), 11 (12 cas), 12 (1 cas), et chez le spécimen 6 : 9 (2 cas), 10 (4 cas), 11 (3 cas), 12 (2 cas).

Spécimens 7 à 13 : Les 6 spécimens de la station 35 ont tous le même aspect et la même coloration que les spécimens 4 et 6. Le spécimen 13 ne se distingue que par le diamètre proximal du pédoncule nettement plus faible que celui de la base de la coupe dorsale. Ces 7 spécimens feront l'objet d'une description ultérieure car ils me sont parvenus après l'achèvement de ce travail. Leurs caractères permettront de préciser la variabilité de l'espèce.

Caractères des articulations du pédoncule

Chez *Metacrinus interruptus*, les articulations du pédoncule sont assez bien caractérisées malgré une variabilité notable. J'ai examiné de ce point de vue

chacun des spécimens MUSORSTOM ainsi que l'holotype conservé au British Museum.

Les symplexies présentent de larges sillons interpétaloïdes bien marqués et aux bords parallèles. Le périlumen est le plus souvent largement développé. Les zones pétaloïdes de l'areola ont une tendance piriforme. Elles sont entourées par un crenularium robuste couvrant la presque totalité des zones interpétaloïdes notamment vers l'extérieur (pl. VI, fig. 2 et 3). De grosses mailles comparables à celles qui jalonnent le crenularium sont présentes au centre des zones pétaloïdes (pl. VI, fig. 6). Elles rappellent la microstructure de l'areola du genre fossile *Isselocrinus* (cf. Roux, 1977, fig. 3 C) sans toutefois y correspondre exactement.

Les synostoses montrent toujours des sillons interradiaux nets (pl. VI, fig. 4). Ils correspondent au comblement progressif d'une forte dépression des zones interpétaloïdes qui existe chez les articulations les plus proximales (pl. VII, fig. 3 et 4). Le relief des facettes est très faible et l'aspect des crénulations est variable mais toujours avec un dispositif irrégulier. L'ensemble d'une zone pétaloïde et de son crenularium prend un contour sublosangique. Le canal axial est comblé par un réseau assez dense, irrégulier, pouvant ressembler à un enchevêtrement de spicules élémentaires (pl. VI, fig. 7). Le lumen secondaire est réduit et n'apparaît jamais pentalobé. Il est souvent complètement fermé chez les articulations les plus distales (pl. VII, fig. 6). Je reviendrai plus loin sur le détail des variations de la morphologie des symplexies et des synostoses au cours de l'ontogenèse.

Caractères des articulations des bras

Les synarthries des bras ne sont pleinement fonctionnelles qu'à partir des II Br. La première série de brachiales est toujours plus ou moins solidaire du tegmen et les articulations montrent alors des aires musculaires réduites (pl. VIII, fig. 1).

Dès les II Br, la synarthrie est caractérisée par une crête fulcrale nettement oblique séparant deux zones ligamentaires : l'externe fortement évidée et l'interne plus ou moins plane et séparée en deux par le profond sillon médian (pl. VIII, fig. 4). Les aires ligamentaires internes présentent une limite franche et souvent rectiligne avec les aires musculaires. Les zones de croissance de ces dernières sont très apparentes (pl. VIII, fig. 5). L'insertion des pinnules est profonde et s'enfonce d'un côté dans l'épaisseur de la brachiale entre les deux facettes au niveau des aires musculaires (pl. VIII, fig. 2).

Lorsque les bras ont un aspect rugueux extérieurement, cela correspond au développement d'une légère épifacette sur la face distale de la brachiale (comparer pl. VIII les fig. 1 et 4).

Les synostoses les plus évoluées restent très planes sur la majeure partie de leur surface (pl. VIII,

fig. 8). La bordure externe des facettes est soulignée par un réseau à tendance syzygiale (pl. VIII, fig. 9). Celui-ci ne s'organise jamais en un crenularium.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Le type de *M. interruptus* est conservé dans les collections du British Museum sous le n° 85-3-30-13. L'organisation de la couronne est la suivante : I Br : 1+2 3 4+5 6 7 ax. (5 cas ; II Br : 3+4 (9 cas), 8 ax. (1 cas), 9 ax. (6 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (2 cas) ; III Br : 3+4 (20 cas), 15+16 (1 cas), 13 ax. (6 cas), 15 ax. (4 cas), 17 ax. (4 cas), 18 ax. (3 cas), 19 ax. (2 cas) ; IV Br : 3+4 (31 cas), 14+15 (1 cas), 23+24 (2 cas), 24+25 (1 cas), 26+27 (1 cas), 11 ax. (1 cas), 13 ax. (1 cas).

Le nombre d'internodales par nodotaxis mature est : 9 (1 cas), 11 (12 cas). Les cirres comportent 40 à 45 articles. Les caractères des articulations du pédoncule sont identiques à ceux observés sur les exemplaires recueillis par l'expédition MUSORSTOM (pl. VIII, fig. 10 à 12). Le type apparaît toutefois comme une forme juvénile : le nombre d'articles par cirre et le diamètre du pédoncule sont faibles. Les bras ne présentent que deux fois une quatrième subdivision, et sont encore assez grêles. Cet exemplaire a été recueilli par le *Challenger* à la station 209, sur la

marge occidentale des Philippines, légèrement plus au sud que les stations MUSORSTOM, mais dans un contexte identique.

GISLEN (1922) a décrit en grand détail une population de *Metacrinus* recueillis au sud et au sud-est du Japon, qu'il attribue à l'espèce *M. interruptus*. Le bilan global de l'organisation de la couronne au sein de la population décrite (22 spécimens) est le suivant : I Br : 1+2 (84 cas), 3+4 (2 cas), 4+5 (81 cas), 5 ax. (2 cas), 6 ax. (2 cas), 7 ax. (75 cas), 8 ax. (3 cas), 9 ax. (2 cas) ; II Br : 2+3 (14 cas), 3+4 (121 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (2 cas), 6+7 (3 cas), 7+8 (1 cas), 8+9 (1 cas), 7 ax. (5 cas), 9 ax. (35 cas), 10 ax. (7 cas), 11 ax. (89 cas), 12 ax. (5 cas), 13 ax. (5 cas), 14 ax. (2 cas) ; III Br : 2+3 (1 cas), 3+4 (224 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (2 cas), 6+7 (1 cas), 7+8 (1 cas), 8+9 (2 cas), 10+11 (4 cas), 11+12 (4 cas), 12+13 (1 cas), 13+14 (3 cas), 14+15 (6 cas), 15+16 (2 cas), 16+17 (2 cas), 17+18, 19+20, 20+21, 22+23 (1 cas chaque), 9 ax. (2 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (24 cas), 12 ax. (5 cas), 13 ax. (79 cas), 14 ax. (7 cas), 15 ax. (29 cas), 16 ax. (4 cas), 17 ax. (27 cas), 18 ax. (6 cas), 19 ax. (30 cas), 20 ax. (9 cas), 21 ax. (8 cas), 22 ax. (1 cas), 23 ax. (4 cas), 24 ax. (2 cas), 25 ax. et 26 ax. (1 cas chaque) ; IV Br : 1+2 (1 cas), 3+4 (38 cas), 4+5 (2 cas), 5+6 (1 cas), 8+9 (1 cas), 10+11 (1 cas),

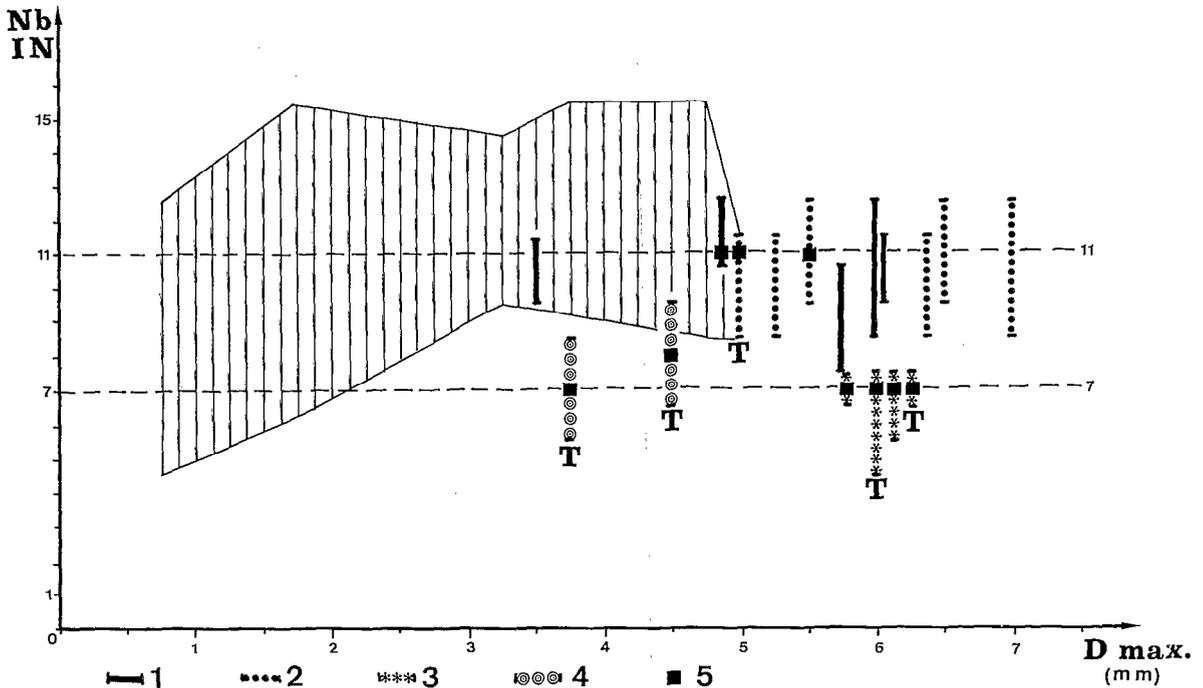


Fig. 5. — Variations du nombre d'internodales par nodotaxis mature en fonction du diamètre maximal du pédoncule chez *Metacrinus* 1, *M. interruptus* ; 2, *M. musorsiomae* ; 3, *M. serratus* ; 4, *M. costatus* ; 5, fréquence maximale nettement affirmée ; T : type de l'espèce. D'après le matériel MUSORSTOM et d'après CARPENTER (1884) et DODERLEIN (1907). La zone hachurée correspond à l'enveloppe de la population de *M. interruptus* du Japon décrite par GISLEN (1922).

11+12 (3 cas), 13+14 (2 cas), 14+15 (1 cas), 15+16 (3 cas), 16+17 et 20+21 (1 cas chaque), 13 ax. (4 cas), 14 ax. (1 cas), 15 ax. (9 cas), 16 ax. (2 cas), 17 ax. (12 cas), 18 ax. (5 cas), 19 ax. (3 cas), 21 ax. et 23 ax. (2 cas chaque) 25 ax., 27 ax. et 28 ax. (1 cas chaque). La répartition du nombre d'internodales par nodotaxis sur l'ensemble des pédoncules décrits est 7 et 8 (6 cas chaque), 9 (3 cas), 10 (47 cas), 11 (147 cas), 12 (35 cas), 13 (16 cas), 14 (10 cas), 15 (5 cas).

La richesse des informations fournies par GISLEN (1922) sur cette population est d'une grande importance, car elle permet une analyse significative de la variabilité des caractères. Les valeurs de la plupart de ceux-ci se distribuent de manière gaussienne avec un mode nettement affirmé. Je reprendrai plus loin sous un angle ontogénétique ces données pour les

analyser plus en détail. Présentement, il convient de remarquer que cette population de *M. interruptus* du Japon, se distingue de l'ensemble des spécimens connus en provenance des Philippines par une taille nettement plus faible (fig. 5). Le type de l'espèce dont j'ai souligné plus haut qu'il correspondait à une forme juvénile, présente une taille comparable aux spécimens les plus âgés du Japon. Il sera utile d'examiner les articulations du pédoncule des exemplaires du Japon pour savoir s'il s'agit d'une espèce distincte de *M. interruptus* ou d'une variété géographique se caractérisant par des dimensions nettement inférieures à celles des Philippines (MUSORSTOM et type du *Challenger*).

L'espèce la plus fréquemment rencontrée (particulièrement au sud du Japon) parmi les *Melacrinus*

TABLEAU IV

Principaux caractères des spécimens de *Melacrinus interruptus*, recueillis par la Campagne MUSORSTOM

		2	3	4	5	6
PÉDONCULE	N° du spécimen.....	2	3	4	5	6
	Station.....	36	61	63	69	69
	Diamètre mm.....	6,2	6,2-6,5	6-6,3	5-5,5	6,8-7
	Nombre d'internodes.....	16	18	24	25	22
	Nombre d'internodales (1)...	9 ^a , 10 ^a , 11 ^a	10 ^a , 11 ^a , 12 ^a	9 ^a , 10 ^a , 11 ^a	10 ^a , 11 ^a , 12 ^a	9 ^a , 10 ^a , 11 ^a , 12 ^a
	L. nodotaxis mm (2).....	14,7 ⁽⁹⁾	17 ⁽¹⁰⁾	15,8 ⁽¹⁰⁾	15 ⁽¹⁰⁾	17,5 ⁽¹⁵⁾
	Dernier IN avec pores.....	16	10	13	16	13
	L. cirres mm.....	55-67	47-50	54-58	43-46	53-56
	Nombre d'articles cirres.....	57-60	50-55	52-57	42-47	51-54
COURONNE	Longueur mm.....	180	160	175	150 ?	185
	Nombre de bras.....	+ de 55	±60	±55	?	?
	I Br ax. (1).....	6 ^a 7 ^a 9 ^a	6 ^a 7 ^a	7 ^a	7 ^a	7 ^a
	II Br ax. (1).....	6 ^a 7 ^a 8 ^a 9 ^a	5 ^a 7 ^a 9 ^a	6 ^a , 7 ^a , 8 ^a , 9 ^a , 11 ^a	7 ^a , 8 ^a , 9 ^a , 11 ^a (dont 11 ^a à Sp. 1)	
	III Br ax. (1) (3).....	13 ^a , 15 ^a	11 ^a , 13 ^a , 15 ^a	11 ^a , 13 ^a , 15 ^a , 17 ^a	11 ^a , 13 ^a , 14 ^a , 15 ^a , 17 ^a	
	P1 { Nb. d'articles.....	25-27	24-27	22-25	19-23	27-29
	{ longueur mm.....	38-40	27-33	30-36	25-27	38-42
	PBr { Nb. d'articles.....	16-20	15-17	13-15	13-15	15-17
{ Longueur mm.....	12-14	11-13	10-12	10-12	13-15	

(1) en indice : nombre de cas. (2) en indice : nodotaxis le plus long mesuré ; (3) ne sont indiquées que les situations les plus fréquentes.

du groupe *interruptus* est *M. rotundus* dont le type a été décrit par CARPENTER (1885). GISLEN (1922, 1924 et 1927) a souligné la variabilité importante de la composition de la couronne de cette espèce. Cette impression mériterait d'être confirmée par des données statistiques significatives, ceci devrait être possible, compte tenu de l'abondance des exemplaires provenant du sud du Japon et dispersés dans les différents musées du monde. J'ai examiné personnellement six spécimens provenant d'une même station près de Misaki (Japon) et inventoriés au British Museum sous le n° 1921-10-4-43-48. Dans ce cas précis, la variabilité de *M. rotundus* ne paraît pas nettement supérieure à celle des autres *Metacrinus*. Voici les résultats globaux pour ces 6 exemplaires :

Bras : I Br : 1+2 (30 cas), 4+5 (25 cas), 5 ax. (2 cas), 6 ax. (4 cas), 7 ax. (21 cas), 8 ax. (3 cas) ; II Br : 2+3 (3 cas), 3+4 (52 cas), 4+5 (4 cas), 6+7 (1 cas), 7+8 (2 cas), 7 ax. (9 cas), 8 ax. (6 cas), 9 ax. (22 cas), 10 ax. (2 cas), 11 ax. (15 cas), 12 ax. (1 cas), 13 ax. (4 cas), 15 ax. (1 cas) ; III Br : 2+3 (4 cas), 3+4 (101 cas), 4+5, 5+6, 6+7, 8+9, 9+10 (1 cas chaque), 11+12 (2 cas), 13+14 (2 cas), 15+16 (1 cas), 17+18 (2 cas), 9 ax. (1 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (10 cas), 12 ax. (6 cas), 13 ax. (22 cas), 14 ax. (4 cas), 15 ax. (26 cas), 16 ax. (3 cas), 17 ax. (16 cas), 18 ax. (2 cas), 19 ax. (4 cas), 20 ax., 21 ax. et 22 ax. (3 cas chaque).

Pédoncule : (Nombre d'internodales) : 9 (1 cas), 10 (12 cas), 11 (61 cas), 12 (9 cas), 13 (4 cas), 14 (5 cas), 17 (1 cas).

Les articulations du pédoncule de *M. rotundus* (pl. XV, fig. 7 à 9) diffèrent très nettement de celles de *M. interruptus*. Les symplexies ont une morphologie très proche de celle de *Saracrinus nobilis* avec les sillons interradiaires étroits (ROUX, 1977, fig. 4 A et B). Les synostoses distales des nodales sont particulières. Leur surface est ondulée aboutissant à une légère symmorphie. Le crenularium très peu apparent est disposé surtout radialement sur la bordure externe de la facette (ROUX, 1977, fig. 9).

La série type (25 spécimens) de *M. multisegmentatus* a été analysée en détail par CHANG et LIAO (1963), tant du point de vue de l'organisation de la couronne que de celle du pédoncule. Toutefois, le tableau de comparaison des principaux caractères de morphologie externe des trois espèces (*M. rotundus*, *M. interruptus*, *M. multisegmentatus*) fourni par les auteurs (p. 15), ne me semble pas convaincant. Il sera nécessaire de donner une description précise des articulations du pédoncule de *M. multisegmentatus* pour savoir s'il ne s'agit pas simplement d'une variété locale de *M. rotundus* caractérisée par un développement très important de l'ornementation du pédoncule.

Metacrinus musorstomae nov. sp.

(Pl. X, pl. XI, pl. XII)

MATÉRIEL

Musorstom : (série type)

Spécimen 1 : station 20, de 13° 59,2' N, 120° 18,2' E à 14° N, 120° 22,3' E, profondeur entre 208 m et 222 m.

Spécimen 2 : station 21, de 14° 1' N, 120° 22,8' E à 14° 2,8' N, 120° 24,3' E, profondeur entre 174 m et 223 m.

Spécimen 3 : station 27, de 13° 59,8' N, 120° 18,6' E à 14° 0,5' N, 120° 15,7' E, profondeur entre 188 m et 192 m.

Spécimens 4 et 5 : station 51, de 13° 49,4' N, 120° 4,2' E à 13° 50,8' N, 120° 3,2' E, profondeur entre 170 m et 200 m.

Spécimen 6 : station 73, de 14° 15' N, 120° 31,2' E à 14° 16,6' N, 120° 31,8' E, profondeur entre 70 m et 76 m.

DESCRIPTION

Spécimen 1 : Il s'agit d'un individu disloqué. J'ai pu reconstituer l'organisation de la couronne à partir d'un lot de bras isolés. I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (5 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (2 cas), 8 ax. (2 cas) ; II Br : 3+4 (10 cas), 11 ax. (2 cas), 12 ax. (1 cas), 13 ax. (3 cas), 15 ax. (1 cas), 21 ax. (1 cas) ; III Br : 3+4 (16 cas), 16+17 (1 cas), 25+26 (2 cas), 27+28 (1 cas), 13 ax. (1 cas), 15 ax. (4 cas), 17 ax. (2 cas), 18 ax. (1 cas), 21 ax. (1 cas), 25 ax. (1 cas) ; IV Br : 3+4 (11 cas), 4+5 (1 cas), 5+6 (2 cas), 14+15 (1 cas), 33+34 (2 cas), 34+35 (1 cas), 17 ax. (1 cas), 21 ax. (2 cas) ; V Br : 3+4 (3 cas), 5+6 (2 cas).

Les bras sont pourpres, plus foncés et plus violacés au niveau des I Br (et probablement au niveau de la coupe dorsale). La bordure des articulations est soulignée par un liseré plus clair. La surface externe des bras est relativement lisse. Trois galles de Mysostomes ont été observées : deux installées au début des II Br, une au niveau des V Br. La plus grosse forme une boule ovale aplatie de 9 mm sur 6,5 mm avec un orifice à chaque extrémité. Elle englobe la base d'une pinnule. Dans un cas, le bras s'est rompu au niveau de la galle et sa régénération est en cours à partir de la II Br 4. Tout indique qu'une fois la régénération terminée, il ne restera plus de trace de la galle préexistante. Les autres régénérations notées se font à partir de II Br 3 (1 cas), de III Br 3 (1 cas) et de III Br 9 (1 cas).

Seuls trois internodes distaux du pédoncule sont conservés. Ils appartiennent probablement au même spécimen. L'un présente une courbure permanente. Ils sont composés de 10 internodales (1 cas) ou de 11 (2 cas). Leur couleur est un blanc laiteux. Ils

offrent un aspect et des caractères identiques à ceux des autres spécimens que je détaillerai plus loin.

Spécimen 2 : L'organisation de la couronne est la suivante : I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (1 cas), 6+7 (1 cas), 7 ax. (3 cas) ; II Br : 3+4 (6 cas), 9 ax. (2 cas), 11 ax. (2 cas) ; III Br : 3+4 (8 cas), 11 ax. (2 cas), 13 ax. (2 cas), 15 ax. (2 cas), 17 ax. (2 cas) ; IV Br : 3+4 (16 cas), 16+17, 23+24, 28+29, 30+31, 36+37, 43+44 (1 cas chaque), 15 ax., 17 ax., 18 ax., 21 ax., 25 ax. (1 cas chaque), 31 ax. (2 cas) ; V Br : 3+4 (14 cas).

Deux régénérations en cours ont été notées : l'une affecte un tronc brachial entier à partir de I Br 4, l'autre se situe au niveau d'une IV Br 3. Les trois premières brachiales ont entre 5,5 mm et 6,8 mm de largeur. Un net rétrécissement se produit à partir de I Br 4 (5 mm de largeur au maximum). A partir des II Br, la largeur reste relativement constante au sein d'une même série : 3,5 mm (II Br), 2,8 mm (III Br), 2,1 mm (IV Br).

La première pinnule apparaît toujours sur la droite de I Br 2. Les P_1 ont une section subrectangulaire et une surface externe rugueuse. Leurs premiers articles très aplatis semblent adhérer au tegmen. Leur longueur atteint 2,7 cm pour environ 21 articles. A partir des II Br, les pinnules sont nettement plus petites (1,2 cm de longueur maximale pour environ 15 articles) et leur section devient dissymétrique, l'un des angles latéraux restant vif. Leur surface externe perd sa rugosité. La pinnulation garde ensuite la même importance jusqu'à environ 1 cm de l'extrémité des bras. Là, assez rapidement les pinnules deviennent embryonnaires ou disparaissent.

Les radiales sont 3 à 4 fois plus larges que hautes. Les basales ont un aspect trapézoïdal sans apophyse inférieure. Elles sont jointives sur une hauteur égale à celle des radiales.

Le pédoncule garde tout le long une section étoilée ou subpentagonale. L'ornementation se limite à une carène grossière et continue à mi-épaisseur des columnales et accentuée à chaque angle en un tubercule présent une columnale sur deux. Cette légère ornementation est mise en relief par le maintien d'une hétérométrie des columnales même distalement. Le diamètre du pédoncule varie peu (4,8 mm à 5 mm). La hauteur maximale d'un nodotaxis est de 2 cm. L'épaisseur des nodales atteint 2,1 mm et celle des internodales 1,7 mm. Les pores interarticulaires se maintiennent jusqu'au seizième internode. Le nombre total d'internodales est atteint au neuvième internode. Il est alors de 10 (1 cas), 11 (18 cas), 12 (1 cas). J'ai noté au total 29 internodes.

L'insertion des cirres sur une nodale est de forme faiblement ovale. Elle ne dépasse pas l'épaisseur de la nodale malgré un léger décalage vers le côté proximal et n'influe donc pas sur la forme des colum-

nales adjacentes. La longueur des cirres peut atteindre plus de 5 cm, ce qui correspond à la hauteur de 2,5 à 3 nodotaxis. Dans deux cas, le verticille est réduit à quatre cirres. Il semble s'agir, au moins dans un cas, d'une rupture à la base sans régénération et avec un colmatage de l'insertion cirrale.

L'ensemble de ce spécimen est de couleur gris-vert pâle.

Spécimen 3 : Il s'agit d'un fragment de bras identique à ceux du spécimen 1. Il débute probablement par III Br 4. Ensuite, j'ai noté III Br 17 ax., les synostoses à IV Br 3+4, IV Br 17 ax. dans un cas, puis les synostoses à V Br 3+4.

Spécimen 4 : Il s'agit d'un jeune exemplaire conservé complet. Sa couronne a la composition suivante : I Br : 1+2 3 4+5 6 7 ax. (5 cas) ; II Br : 2+3 (1 cas), 3+4 (11 cas), 11 ax. (7 cas), 13 ax. (2 cas), 17 ax. (2 cas) ; III Br : 3+4 (22 cas), 11 ax. (1 cas), 15 ax. (3 cas), 17 ax. (5 cas), 19 ax. (5 cas), 21 ax. (3 cas) ; IV Br : 3+4 (34 cas). Aucune régénération en cours a été observée. La largeur des I Br diminue fortement des premières (4,5 mm) aux dernières précédant l'axillaire (3,8 mm). Un rétrécissement rapide se produit au niveau de I Br 4. Ensuite, les séries de brachiales gardent une largeur assez constante : 2,8 mm (II Br), 2,1 mm (III Br), 1,5 mm (IV Br).

Les pinnules apparaissent toutes sur la droite de I Br 2. Elles ont la même morphologie que celle observée sur le spécimen 2. La longueur des P_1 atteint 1,9 cm, celle des autres pinnules plus distales est inférieure à 1 cm. Sur 2 à 3 cm à l'extrémité des bras, les pinnules sont réduites à l'état embryonnaire et ne dépassent pas 1 mm de long.

Les radiales sont seulement 1,5 fois plus larges que hautes. Ceci indique une nouvelle fois que l'aplatissement des radiales constaté chez les adultes se réalise au cours de l'ontogenèse. Les basales sont deux fois moins hautes que les radiales. Elles sont jointives, d'aspect globuleux et dépourvues d'apophyse inférieure.

Le pédoncule présente un diamètre faible (3,3 mm à 3,5 mm). Seuls 16 internodes sont conservés. L'ornementation observée chez les adultes est juste esquissée distalement. Les pores interarticulaires sont présents jusqu'au quinzième internode. Dès le neuvième internode le nombre total d'internodales est atteint. Il est alors de : 10 (2 cas), 11 (5 cas). L'épaisseur des nodales est au maximum de 1,8 mm, celle des internodales de 1,5 mm. Le nodotaxis le plus long atteint 1,6 cm. Les cirres ne dépassent pas 4 cm soit la hauteur de 2,5 nodotaxis environ. Elles sont composées d'une quarantaine d'articles.

Ce spécimen est entièrement blanc.

Spécimen 5 : Cet exemplaire récolté complet, a vu sa couronne se disloquer partiellement par la suite.

J'ai pu reconstituer l'organisation de celle-ci : I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (4 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (3 cas), 8 ax. (1 cas) ; II Br : 2+3 (1 cas), 3+4 (6 cas), 4+5 (1 cas), 5+6 (1 cas), 7 ax. (3 cas), 10 ax. (1 cas), 11 ax. (4 cas) ; III Br : 3+4 (11 cas), 4+5 (3 cas), 6+7 (1 cas), 11 ax. (2 cas), 13 ax. (3 cas), 15 ax. (6 cas), 16 ax. (2 cas) ; IV Br : 3+4 (25 cas), 4+5 (2 cas), 5+6 (1 cas), 15 ax. (2 cas), 17 ax. (2 cas), 19 ax. (3 cas), 21 ax., 23 ax. (2 cas chaque) ; V Br : 3+4 (19 cas), 4+5 (2 cas), 5+6 (1 cas). Un seul cas de régénération a été observé à partir de I Br 19. Les bras présentent les mêmes caractères morphologiques que ceux des spécimens précédents. La largeur des brachiales est de 6,9 mm à 5,5 mm (I Br), 4 mm (II Br), 3 mm (III Br), 2,1 mm (IV Br), 1,8 mm (V Br).

La première pinnule apparaît toujours sur la droite de I Br 2. Les P_1 ont une surface externe très rugueuse. Elles sont pour partie adhérentes au tegmen. Elles atteignent 2,9 cm de long pour environ 24 articles. Les autres pinnules ont une longueur comprise entre 1 cm et 1,2 cm pour un maximum de 19 articles. Les trois derniers centimètres des bras sont dépourvus de pinnulation réelle.

Les radiales sont quatre fois plus larges que hautes. Les basales bien développées et globuleuses ne sont pas jointives. Elles ne possèdent pas d'apophyse inférieure.

Le pédoncule est composé de 21 internodes dont les plus distaux ont une section pentagonale. Son ornementation est très faible ou nulle. Distalement les columnales sont homométriques. Les nodales peuvent atteindre 2,2 mm d'épaisseur et les internodales 1,9 mm pour un diamètre maximal de 5,7 mm. Les pores interarticulaires sont présents jusqu'au dix-septième internode. Le nombre d'internodales par nodotaxis mature est : 8 (5 cas), 9 (4 cas), 10 (3 cas). La partie proximale du pédoncule semble avoir subi une phase de croissance récente ce qui expliquerait le mélange à son niveau de caractères juvéniles et séniles. Les cirres sont relativement longs et peuvent atteindre plus de quatre fois la longueur d'un nodotaxis soit environ 6,3 cm pour 57 articles. Leur insertion sur la nodale affecte légèrement la forme de la columnale adjacente proximale.

L'ensemble de ce spécimen est blanc laiteux avec un reflet rose-violacé pour la couronne.

Spécimen 6 : Cet exemplaire est réduit à son pédoncule dont la partie proximale a été écrasée. Il est composé de 15 internodes mais il manque l'extrémité proximale. Le nombre de columnales par nodotaxis est : 9 (2 cas), 10 (6 cas), 11 (7 cas). Les pores interarticulaires disparaissent au niveau du septième internode conservé. L'épaisseur maximale des nodales est d'environ 1,9 mm, celle des internodales de 1,6 mm. La section de l'internode le plus distal reste étoilée. L'ornementation est bien marquée

sur les sept nodotaxis distaux. Il s'agit d'une carène large et continue dont l'importance varie avec l'hétérométrie des columnales. La longueur des cirres (5,7 cm) dépasse de peu la valeur de trois nodotaxis. La couleur est un blanc légèrement grisé.

Caractères des articulations du pédoncule

Les articulations du pédoncule des différents spécimens semblent assez variables dans le détail tout en gardant un certain nombre de caractéristiques générales.

Les symplexies possèdent des sillons interpétaloïdes toujours largement ouverts et dont les bords tendent à s'écarter vers l'extérieur. Le périlumen et le crénularium interne sont bien individualisés. Les zones pétaloïdes de l'areola sont toujours lancéolées. Elles sont remarquables par la présence presque systématique de grosses mailles dans leur partie centrale (pl. XI, fig. 3).

Les synostoses se caractérisent par un crenularium encore nettement apparent disposé régulièrement autour de zones pétaloïdes piriformes (pl. XI ; fig. 8 et 11). Les zones interpétaloïdes sont largement ouvertes vers l'extérieur sans que s'individualise un sillon axial précis. Le réseau qui comble le canal axial est dense mais ne prend jamais l'aspect d'un enchevêtrement de spicules. Le lumen secondaire est étroit, parfois subpentagonal, mais le plus souvent aux contours irréguliers (pl. XI ; fig. 6 et 7). Son comblement, dans les synostoses les plus distales, n'a jamais été observé.

Caractères des articulations des bras

Les synarthries des bras ont une morphologie très semblable à celles de *M. interruptus*. Toutefois, leur forme générale est plus régulière et les faces latérales tendent à s'écarter l'une de l'autre. Les axillaires sont larges. Les deux synarthries de leur face distale forment un angle peu aigu (pl. XII ; fig. 1), comparativement à celui des axillaires de *M. interruptus* (pl. VIII, fig. 3). Les synostoses ont une symmorphie généralement marquée. La bordure externe est soulignée par un réseau syzygial, ébauchant une crénulation radiaire (pl. XII, fig. 4). Côté interne, la facette se subdivise en deux branches séparées par une large dépression.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Melacrinus musorstomae appartient au groupe de *M. interruptus* et c'est de cette dernière espèce qu'il se rapproche le plus. Toutefois, il en diffère par de nombreux caractères.

L'aspect général de l'animal est moins robuste que celui de *M. interruptus*. Ceci se traduit par la largeur des brachiales, la longueur des pinnules et le diamètre du pédoncule nettement plus faibles. La résistance offerte au courant est par conséquent moindre, ce qui pourrait lui permettre d'avoir un

seuil de rhéophilie plus élevé. Le fait que les deux espèces n'ont jamais été récoltées ensemble dans une station, malgré la surface réduite du domaine exploré, vient à l'appui de cette hypothèse.

Du point de vue de la composition des bras, il apparaît que le nombre de brachiales est en moyenne plus élevé chez *M. musorstomae*. La différence est faible pour les I Br, elle est plus nette pour les séries suivantes.

Le pédoncule diffère essentiellement par trois caractères. L'ornementation, lorsqu'elle existe chez *M. musorstomae* est constituée d'une carène régulière à mi-épaisseur des columnales ; elle est plus irrégulière chez *M. interruptus* tout en étant plus marquée avec un aspect ponctué. La longueur des nodotaxis matures est nettement plus grande pour un diamètre inférieur chez *M. musorstomae*, il

s'ensuit un aplatissement plus faible des columnales. Enfin, l'insertion des cirres est creuse et affecte plus nettement la columnale adjacente proximale chez *M. interruptus* ; ce caractère est nettement moins marqué chez *M. musorstomae* (pl. VII, fig. 13, et pl. XI, fig. 12 et 13).

Le tableau VI résume les principales différences qui permettent de distinguer les deux espèces. Il faut noter que dans ce cas précis, les différences entre les caractères des articulations du pédoncule ne sont pas assez tranchées pour être toujours utilisés avec une bonne fiabilité.

DIAGNOSE DE *METACRINUS MURSORSTOMAE*

Metacrinus appartenant au groupe de *Metacrinus interruptus* avec un nombre d'internodales par nodotaxis mature compris entre 8 et 12, et avec la plus forte fréquence à 11.

TABLEAU V
Principaux caractères des spécimens de la série type de *Metacrinus musorstomae*

		1	2	4	5	6
PÉDONCULE	N° du spécimen.....	1	2	4	5	6
	Station.....	20	21	51	51	73
	Diamètre (mm).....	5,7-6	4,8-5	3,3-3,5	5,5-5,7	5,4-5,9
	Nombre d'internodes.....	3 distaux	29	16	21	15 ?
	N. d'internodales (1).....	10 ¹ , 11 ²	10 ¹ , 11 ^{2,3} , 12 ¹	10 ² , 11 ⁵	8 ² , 9 ⁴ , 10 ³	9 ² , 10 ⁶ , 11 ⁷
	L. nodotaxis (mm) (2).....	16-17	20 ⁽²⁾	16 ^(1,3)	18,4 ⁽²⁾	18 ^(2,7)
	Dernier IN avec pores.....	?	16	15	17	Manque l'extrémité proximale
	Longueur des cirres (mm)....	60	54	40	63	57
	N. articles cirres.....	53	±50	40-42	57	56
COURONNE	Longueur (mm).....	+ de 140 ?	+ de 120	105	160	?
	Nombre de bras.....	±40	+ de 50	±40	±55	?
	I Br ax. (1).....	6 ¹ , 7 ² , 8 ²	7 ³	7 ⁵	6 ¹ , 7 ³ , 8 ¹	?
	II Br ax. (1).....	11 ² , 12 ¹ , 13 ² , 15 ¹ ,	9 ² , 11 ²	11 ⁷ , 13 ² , 17 ²	7 ³ , 10 ⁴ , 11 ⁴	?
	III Br ax. (1) (3).....	15 ⁴ , 17 ²	11 ² , 13 ² , 15 ² , 17 ²	15 ³ , 17 ⁵ , 19 ⁵ , 21 ³	11 ² , 13 ³ , 15 ⁶ , 16 ²	?
	P1 { Nombre d'articles.....	16-19	17-21	13-15	21-24	?
	{ Longueur (mm).....	22-25	24-27	17-19	28-29	?
	PBr { Nombre d'articles.....	14-16	12-15	11-13	17-19	?
{ Longueur (mm).....	12-14	10-12	8-9,5	10-12	?	

(1) en indice : nombre de cas ; (2) en indice : nodotaxis le plus long mesuré ; (3) ne sont indiquées que les situations les plus fréquentes.

Le diamètre du pédoncule ne dépasse pas 6 mm. La hauteur des nodotaxis matures est comprise entre 16 cm et 20 cm chez les adultes. L'ornementation des columnales consiste en une carène régulière et émoussée située à mi-épaisseur. Elle est soulignée par l'hétérométrie des internodales, mais reste discrète. Elle peut être absente. Les articulations du pédoncule se caractérisent surtout par des synostoses au crenularium régulier et nettement apparent, aux zones pétaloïdes piriformes, aux zones interpétaloïdes larges sans véritable sillon axial.

La couronne possède des bras de relativement faible largeur : 5,5 mm à 6,9 mm (I Br) ; 3,5 mm à 4 mm (II Br) ; 2,8 mm à 3 mm (III Br). Un brusque rétrécissement apparaît souvent à partir des I Br 4. La largeur des autres séries reste à peu près constante. La composition des bras est la suivante : 6 à 8 I Br (mode à 7) ; 7 à 21 II Br (mode à 11) ; 11 à 25 III Br (mode à 15) ; 15 à 31 IV Br (mode entre 17 et 21).

Les synostoses les plus fréquentes sont 1+2, 4+5 (I Br), 3+4 (pour les autres Br). Généralement la face externe des bras n'est pas rugueuse. La première pinnule apparaît toujours sur le côté droit de I Br 2. Les P₁ sont partiellement adhérentes au tegmen et leur surface externe est rugueuse. Leur longueur se situe entre 2,2 cm et 2,9 cm, plus fréquemment supérieure à 2,5 cm. La longueur des autres pinnules varie entre 1 cm et 1,4 cm. L'extrémité des bras est dépourvue de véritable pinnulation sur 1 cm à 3 cm. Les radiales sont environ quatre fois plus larges que hautes. Les basales sont dépourvues d'apophyse inférieure, elles peuvent être jointives ou non et de forme variable.

Tous les spécimens de la série type sont éviscérés, la description du tegmen reste donc à faire. Le spécimen 2 est désigné comme holotype.

TABLEAU VI

Principaux caractères distinguant *Metacrinus musorstomae* de *Metacrinus interruptus*

	Pédoncule			Couronne							
	D. max. (mm)	L. max. nodotaxis (mm)	ornementation	Nb. de brachiales			larg. des brachiales (mm)			L. pinnules (mm)	
				I Br	II Br	III Br	I Br	II Br	III Br	P ₁	PBr
<i>Metacrinus musorstomae</i>	5 à 6 moyenne : 5,7	17 à 20 moyenne : 18,4	carène émoussée et continue	6 à 8 moyenne : 7,05	7 à 21 moyenne : 11,3	11 à 25 moyenne : 15,6	5,5 à 6,9	3,5 à 4	2,8 à 3	22 à 29	10 à 14
<i>Metacrinus interruptus</i>	5,5 à 7 moyenne : 6,3	14,7 à 17,5 moyenne : 16	carène ponctuée discontinue	6 à 9 moyenne : 6,9	5 à 11 moyenne : 8,4	10 à 21 moyenne : 14	6 à 8	4,8 à 6	3,3 à 4,2	25 à 42	10 à 15

***Metacrinus serratus* Döderlein, 1907**

(Pl. XIII ; pl. XIV, fig. 1 à 6 et 10 à 13)

Synonymie (limitée aux références importantes) :*Metacrinus serratus* 1907, Döderlein, Siboga Exped., v. 42a, p. 37.*Metacrinus serratus* 1908, A. H. Clark, Proc. U.S. nat. Mus. v. 34, p. 529.*Saracrinus serratus* 1923, A. H. Clark, J. Wash. Acad., Sci. v. 13, p. 10.**MATÉRIEL***Musorstom* :

Spécimens 1 et 2 : station 42, de 13° 55,1' N, 120° 28,6' E à 13° 54,1' N, 120° 29,1' E, profondeur : entre 379 m et 407 m.

DESCRIPTION

Les deux spécimens sont de couleur verte. Le pédoncule est d'un vert plus clair légèrement jaunâtre, la couronne est plus foncée, d'un vert tendant vers un gris bleuté. Dans les deux cas, la couronne s'est disloquée, le pédoncule est conservé joint à la coupe dorsale et au cercle de I Br 1. Je décrirai donc l'ensemble des bras sans qu'il m'ait été possible de distinguer leur appartenance à l'un ou l'autre des spécimens.

Les bras (spécimens 1 et 2) :

I Br : 1+2 (10 cas), 4+5 (5 cas), 5+6 (1 cas), 6 ax. (2 cas), 7 ax. (3 cas) ; II Br : 2+3 (4 cas), 3+4 (10 cas), 4+5 (1 cas), 5 ax. (2 cas), 6 ax. (4 cas), 7 ax. (5 cas) ; III Br : 3+4 (24 cas), 5+6 (1 cas), 6+7 (1 cas), 9 ax. (5 cas), 10 ax. (2 cas), 11 ax. (7 cas), 13 ax. (2 cas), 17 ax. (1 cas) ; IV Br : 3+4 (21 cas),

4+5 (6 cas), 5+6 (3 cas), 7+8 (1 cas), 19+20 (2 cas), 13 ax. (1 cas), 15 ax. (8 cas), 17 ax. (8 cas), 19 ax. (9 cas), 21 ax., 23 ax., 24 ax., 25 ax. (2 cas chaque), 27 ax. (1 cas) ; V Br : 3+4 (60 cas) ; 4+5 (3 cas), 5+6 (2 cas), 6+7 (1 cas), 7+8 (1 cas). La face externe des bras et des pinnules se caractérise par un aspect très rugueux.

Trois cas de régénération à partir de III Br 3 ont été notés et un cas à partir de IV Br 3.

La coupe dorsale

Chez les deux spécimens les basales sont peu jointives et possèdent de fortes apophyses inférieures. Les radiales sont environ trois fois plus larges que hautes.

Le pédoncule

Chez le spécimen 1, le diamètre du pédoncule est compris entre 5,5 mm et 6,1 mm et le nombre d'internodales par nodotaxis mature est de 6 (1 cas) ou 7 (31 cas). Le spécimen 2 apparaît comme plus jeune. Son diamètre ne dépasse pas 5,8 mm et les pores interarticulaires se maintiennent jusqu'au treizième internode. Tous les nodotaxis comportent 7 internodales. Les cinq angles du pédoncule sont vifs et la section transversale reste étoilée. L'ornementation bien nette consiste en une ligne de petits tubercules située à mi-épaisseur des internodales. L'épaisseur de ces dernières est toujours inégale. L'insertion des cirres sur une nodale est arrondie régulièrement et n'affecte pas les columnales adjacentes (pl. XIV, fig. 10).

Tous les caractères morphologiques externes correspondent parfaitement à la diagnose de l'espèce.

Les articulations

La diagnose doit être complétée par une description précise des articulations du pédoncule et des bras.

Les symplexies du pédoncule (pl. XIV, fig. 1) possèdent des zones pétaloïdes lancéolées avec un crenularium régulier. Le sillon des zones inter-pétaloïdes est assez étroit et le crenularium interne est bien distinct. En revanche, le périlumen n'est que peu ou pas individualisé.

Les synostoses distales des nodales (pl. XIV, fig. 2) présentent un crenularium discret mais régulier. Les zones interpétaloïdes sont étroites et généralement dépourvues de sillon médian. Le canal axial est rempli par un réseau de densité moyenne ménageant un lumen secondaire assez irrégulier et parfois très légèrement pentalobé (pl. XIV, fig. 3). Les synostoses les plus distales sont totalement ankylosées. Sur les facettes bien régularisées, des plaques plus denses se distinguent à l'emplacement du crenularium (pl. XIV, fig. 4).

Les synarthries des bras (pl. XIII, fig. 8 et 10) possèdent une crête fulcrale bien développée dont

chaque extrémité forme une apophyse sur la morphologie externe. La limite entre les aires ligamentaires internes et les aires musculaires manquent souvent de netteté. Le canal axial s'entoure d'un périlumen triangulaire (pl. XIII, fig. 11). Le sillon séparant les deux aires musculaires est étroit et parfois presque fermé. Les axillaires présentent des facettes distales séparées par une crête vive et étroite (pl. XIII, fig. 9).

Les synostoses ont peu de relief. Leur sillon médian interne est très estompé. Des ponctuations de réseau syzygial tapissent leur bordure externe (pl. XIII, fig. 6).

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

DÖDERLEIN (1907) a décrit et figuré avec beaucoup de précision les deux spécimens de l'expédition *Siboga* qui constituent la série type. Nos spécimens sont identiques, il s'agit de la première récolte signalée depuis la découverte de l'espèce. Seuls, quatre spécimens sont donc maintenant connus. Cela est suffisant pour remarquer que, contrairement à la plupart des autres *Metacrininae*, les caractères spécifiques paraissent relativement constants. Les exemplaires examinés par DÖDERLEIN proviennent d'une même station près de l'archipel des Sulu entre les Philippines et Bornéo par une profondeur (522 m) légèrement supérieure à celle de notre station 42.

Parmi les *Metacrinus* du groupe *wyvillei* (nombre d'internodales généralement inférieur à 10), *M. serratus* montre des affinités avec *M. costatus*. J'ai réexaminé les deux spécimens du *Challenger* qui constituent la série type de cette espèce (British Museum, n° 85-3-30-18). Comme l'a signalé CARPENTER (1884) l'un d'eux présente une coupe dorsale anormale : il manque 4 basales et celle qui reste n'alterne pas avec les radiales, en conséquence, la première série de brachiales se trouve dans le prolongement des arêtes du pédoncule. Ce spécimen aberrant ne peut donc servir de référence, je désigne donc le second exemplaire (CARPENTER, 1884, pl. 49, fig. 1) comme holotype.

Il est intéressant de préciser l'organisation de la couronne de *M. costatus* :

— holotype. I Br : 1+2 3 4+5 6 7 ax. (5 cas) ; II Br : 3+4 (10 cas), 7 ax. (1 cas), 9 ax. (6 cas), 10 ax. (1 cas) ; III Br : 3+4 (18 cas), 4+5 (1 cas), 6+7 (1 cas), 9 ax. (1 cas), 11 ax. (3 cas), 13 ax. (6 cas), 15 ax. (3 cas) ; IV Br : 3+4 (19 cas), 4+5 (2 cas), 7+8 (1 cas), 9 ax. (1 cas), 13 ax. (4 cas), 17 ax. (3 cas), 18 ax. (1 cas), 19 ax. (1 cas), 21 ax. (1 cas).

— paratype. I Br : 1+2 3 4+5 (5 cas), 6 ax. (1 cas), 7 ax. (4 cas) ; II Br : 3+4 (10 cas), 7 ax. (9 cas) ; III Br : 3+4 (18 cas), 9 ax. (2 cas), 11 ax. (10 cas), 13 ax. (1 cas), 15 ax. (3 cas) ; IV Br : 3+4 (31 cas), 5+6 (1 cas), 13+14 (2 cas), 16+17 (1 cas), 20+21 (1 cas), 11 ax. (2 cas), 13 ax. (3 cas), 15 ax.

TABLEAU VII
Principaux caractères des quatre spécimens connus de *Metacrinus serratus*

	EXPÉDITION	MUSORSTOM		SIBOGA (Types)	
	N° du specimen et station.....		1 (St. 42)	2 (St. 42)	91 (St. 95)
Diamètre (mm).....		5,5-6,1	5,6-5,8	6	6,2
Nombre d'internodes.....		38	32	44	30
Nombre d'internodales (1).....		6 ¹ , 7 ³¹	7 ²⁵	5? 7 ¹⁹	7 ²³
L. nodotaxis (mm) (2).....		8,2 ⁽³¹⁾	8,9 ⁽²⁵⁾	6,5+nodale	8+nodale
Dernier IN avec pores.....		11	13	12	8
L. cirres (mm).....		47	48	50	54
Nombre d'articles cirres.....		49	49	55	50
PÉDONCULE	Longueur (mm).....	100 à 120		+ de 88	110
	Nombre de bras.....	?		+ de 50	?
	I Br ax. (1).....	6 ¹ , 7 ²		5?, 6?	5?, 6?
	II Br ax. (1).....	5 ² , 6 ⁴ , 7 ⁵ , 9 ¹		7?, 9?	6?, 7?
	III Br ax. (1).....	9 ⁵ , 10 ² , 11 ⁷ , 13 ² , 17 ¹		11?, 13?	11?, 13?
	P ¹ { Nombre d'articles.....	12		?	?
	{ Longueur (mm).....	17		?	?
COURONNE	PBr { Nombre d'articles.....	15 à 18		14	16
	{ Longueur (mm).....	13 à 15		13	14

(1) En indice : nombre de cas ; (2) en indice : nodotaxis le plus long mesuré.

TABLEAU VIII
Principaux caractères des articulations des espèces examinées du genre *Metacrinus*

Caractères	Grandes mailles au sein de l'areola	Nb. de créneaux par zone pétaloïde		Sillon interradiat		Canal axial	
		(1)	(2)	(1)	(2)	réseau	lumen
(1) symplexies (2) synostoses	(1)	(1)	(2)	(1)	(2)	(2)	(2)
<i>M. interruptus</i>	parfois présentes	12-14	7-9	large, bords parallèles	présent, variable	dense, spicules	irrégulier, réduit ou comblé
<i>M. musortomae</i>	toujours présentes, parfois nombreuses	11-13	9-10	large, évasé vers l'ext.	absent	dense, irrégulier	irrégulier, réduit
<i>M. rotundus</i>	absentes	12-14	6-7	étroit	présent, très fin	dense, régulier	irrégulier, réduit
<i>M. wyvillei</i>	absentes	8	6-8	étroit	présent, très fin	lâche, régulier	contour précis, pentalobé
<i>M. serratus</i>	absentes	12-14	8-9	étroit	absent ou très léger	densité moyenne	irrégulier ou comblé
<i>M. costatus</i>	absentes	10-11	8-9	étroit	absent	densité moyenne	pentaloé

(1 cas), 17 ax. (1 cas), 18 ax. (1 cas), 19 ax. (5 cas), 20 ax. (3 cas), 21 ax. (2 cas).

Le nombre d'internodales par nodotaxis se répartit comme suit : 6 (1 cas), 7 (9 cas), 8 (2 cas) chez l'holotype et 7 (5 cas), 8 (12 cas), 9 (1 cas) chez le paratype. Le nombre d'articles par cirre se situe entre 40 et 45. Les articulations du pédoncule sont très proches de celles de *M. serratus* (pl. XIV, fig. 7 et 8). Le lumen secondaire des synostoses est ici nettement pentalobé (pl. XIV, fig. 9).

M. costatus est de taille plus faible que *M. serratus*. Les différences concernant sa morphologie externe (bord externe des bras moins rugueux, aplatissement des columnales relativement faible, nombre légèrement inférieur d'articles par cirre, etc.) pourraient être attribuées à des modifications au cours de la croissance.

M. wyvillei diffère nettement de *M. costatus* et *M. serratus*. Cette espèce étant type du genre, mérite des précisions de description. Dans les collections du British Museum, deux spécimens provenant de deux stations différentes du *Challenger* ont été décrits et figurés par CARPENTER (1884). Là encore, l'un des exemplaires (n° 85-3-30-16) est peu propice à servir de référence : d'une part il s'agit d'une forme juvénile, d'autre part le pédoncule présente une anomalie de croissance marquée notamment au niveau des 19^e et 20^e internodes par une forte hétérométrie des internodales et une rapide variation du diamètre. Le spécimen n° 85-3-30-12 est une forme adulte. Il a été figuré pl. 48, fig. 1 par CARPENTER. Je propose de le désigner comme holotype. La composition de sa couronne est la suivante :

I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (3 cas), 5+6 (1 cas), 7 ax. (4 cas) ; II Br : 3+4 (8 cas), 9 ax. (1 cas), 11 ax. (7 cas) ; III Br : 3+4 (16 cas), 10+11 (1 cas), 12+13 (1 cas), 13+14 (2 cas), 14+15 (1 cas), 13 ax. (2 cas), 15 ax. (2 cas), 16 ax. (1 cas), 17 ax. (3 cas), 18 ax. (2 cas), 20 ax. (3 cas), 21 ax. (1 cas) ; IV Br : 3+4

(26 cas), 4+5 (2 cas), 15 ax. (1 cas), 17 ax. (1 cas). Celle du paratype est : I Br 1+2 3 4+5 (5 cas), 7 ax. (4 cas), 8 ax. (1 cas) ; II Br : 3+4 (9 cas), 9 ax. (8 cas), 11 ax. (1 cas) ; III Br : 3+4 (18 cas), 10+11 (1 cas), 12+13 (1 cas), 14+15 (2 cas), 15+16 (2 cas), 16+17 (2 cas), 13 ax. (4 cas), 15 ax. (4 cas), 20 ax. (1 cas), 22 ax. (4 cas), 24 ax. (2 cas), 26 ax. (1 cas). Le nombre d'internodales par nodotaxis est 6 (2 cas), 7 (17 cas), 8 (9 cas) chez l'holotype et 6 (1 cas), 7 (14 cas), 8 (7 cas), 9 (1 cas) chez le paratype. On remarquera la constance relative du nombre de I Br et de II Br qui contraste avec l'importante variabilité de celui des III Br.

Le spécimen de *M. moseleyi* largement figuré par CARPENTER (1884, pl. 45, fig. 1 à 6) est de toute évidence une forme très jeune (spécimen du British Museum n° 85-3-30-17). La composition de ses bras est la suivante : I Br : 1+2 (5 cas), 4+5 (1 cas), 6 ax. (2 cas), 5 ax. (3 cas) ; II Br : 3+4 (10 cas), 6+7 (2 cas), 7+8 (2 cas), 8+9 (2 cas), 9+10 (2 cas), 10 ax. (3 cas), 12 ax. (4 cas), 13 ax. (1 cas), 14 ax. (1 cas) ; III Br : 1+2 (1 cas), 2+3 (1 cas), 3+4 (11 cas), 4+5 (2 cas), 6+7 (3 cas), 7+8 (1 cas), 9+10 (1 cas), 10+11 (2 cas), 13+14 (1 cas), 15+16 (1 cas), 14 ax. (1 cas), 16 ax. (1 cas), 18 ax. (2 cas). Le nombre d'internodales par nodotaxis est : 6 (2 cas), 7 (17 cas), 8 (4 cas). J'ai comparé les articulations du pédoncule de *M. moseleyi* (pl. XV, fig. 10, 11 et 12) avec celles de *M. wyvillei* (ROUX, 1977, fig. 3 E, 4 D, 6 D et 8 D). Les caractères principaux en sont identiques. Tout indique que *M. moseleyi* doit être mis en synonymie avec *M. wyvillei*. Les types des deux espèces proviennent d'ailleurs de la même station (214) du *Challenger*. CARPENTER (1884, pl. 46) figurait un spécimen apparemment âgé sous le nom de *M. moseleyi*. Je n'ai trouvé, dans les collections du British Museum, que des bras isolés issus probablement de cet exemplaire. Rien ne s'oppose à ce qu'ils soient aussi attribués à *M. wyvillei*. J'interprète donc le type de *M. moseleyi* comme une forme juvénile de *M. wyvillei*.

III. ONTOGÉNÈSE ET CARACTÈRES MORPHOFONCTIONNELS

1. Au niveau de la couronne

GISLEN (1924) a souligné l'homologie qui existait entre les bras et les pinnules. Il a montré que dans certains cas une pinnule pouvait se transformer en bras. Cette constatation n'est pas propre aux Pentacrines. Chez les Hyocrinidae, tous les intermédiaires entre bras et pinnules s'observent au cours de la ramification. Chez d'autres familles de Crinoïdes, il

a souvent été remarqué que la première brachiale porteuse de pinnule sur un tronc uniramé était aussi la première axillaire en cas de ramification. Nous avons vu que chez *Saracrinus* et *Metacrinus*, la première pinnule apparaît sur I Br 2, cette pièce est aussi la première axillaire chez les autres genres de Pentacrines.

Il m'a semblé intéressant d'analyser en détail cette question en fait assez mal connue. Je partirai

de la description précise de l'organisation des pinnules pour mieux dégager leur homologie réelle avec les bras et tenter une interprétation de l'évolution de la couronne chez les Pentacrines et de la signification des caractères originaux des *Metacrininae*.

a. Organisation morphofonctionnelle des pinnules

Les grands traits de la morphologie externe d'une pinnule permettent de distinguer trois régions :

- une région distale, la plus simple, dépourvue de plaques ambulacraires (pl. XII, fig. 10),
- une région centrale où l'ambulacre est entièrement couvert par des plaques disposées régulièrement (pl. III, fig. 6),
- une région proximale où les plaques ambulacraires sont réduites et localisées à la région axiale (pl. VIII, fig. 13).

Dans la région centrale, les plaques ambulacraires s'organisent en petits rameaux de deux plaques en général et alternant de part et d'autre de l'ambulacre. Ce dispositif préfigure l'alternance des pinnules de part et d'autre de l'ambulacre des bras. Avec une différence importante : chaque article de pinnule porte deux séries de trois à quatre rameaux, alors que chaque brachiale porte une seule pinnule.

Les articulations des pinnules sont très frustes côté distal (pl. IX, fig. 7 et 8), avec une symmorphie souvent marquée. Près du bord externe du canal axial, une sorte de pivot s'emboîte dans une légère fossette opposée et permet potentiellement des mouvements dans des directions variées, mais de très faible ampleur. Côté interne, des petites fossettes musculaires s'observent (pl. IX, fig. 9). Les mouvements de l'articulation sont donc déjà contrôlés.

En se déplaçant vers le côté proximal, les articulations acquièrent un niveau d'organisation plus élevé (pl. IX, fig. 5 et 6). La symmorphie s'atténue, la synarthrie devient réellement fonctionnelle avec une crête fulcrale différenciée. La surface relative des aires d'insertion musculaire par rapport aux aires ligamentaires augmente. Sur les articulations les plus proximales, les muscles s'insèrent au niveau de sortes de corbeilles situées en contrebas des aires ligamentaires (pl. IV, fig. 8).

Le premier article pinnulaire est tout à fait particulier. La crête fulcrale d'une facette est orientée perpendiculairement à celle de l'autre facette. La crête fulcrale est alors subperpendiculaire à l'allongement de la facette. Seule, l'une des corbeilles d'insertion musculaire reste développée et se situe à mi-hauteur de l'article, côté interne (pl. IV, fig. 1). Pour permettre des mouvements plus larges, l'insertion sur la brachiale est très évidée (pl. III, fig. 11) et les mailles du réseau α où pénètrent les

fibres ligamentaires, s'élargissent selon l'axe de mobilité (pl. III, fig. 12 ; pl. IV, fig. 4 et 5).

L'articulation d'insertion sur la brachiale assure la position de la pinnule subperpendiculaire à l'axe du bras. Les autres articulations proximales assurent l'ouverture de l'ensemble pinnulaire de part et d'autre de l'axe brachial. Les muscles contrôlent l'orientation précise de la pinnule par rapport au courant. La diversité des orientations des crêtes fulcrales proximales permet des ajustements dans la plupart des directions.

La section d'une pinnule dans sa partie centrale apparaît parfaitement adaptée du point de vue hydrodynamique (fig. 6). La face dorsale externe forme un plan régulier qui, bien orienté par rapport au courant, permet le développement de la portance, point important pour la sustentation de l'animal

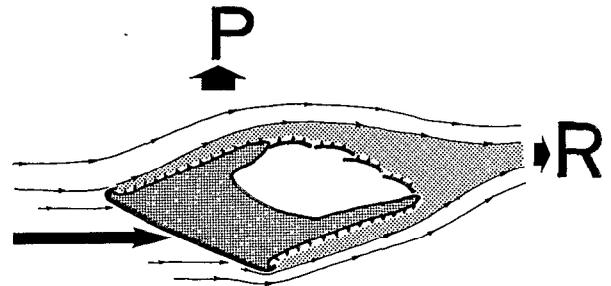


Fig. 6. — Morphologie des pinnules de *Metacrininae* et hydrodynamique. La pinnule est en coupe transversale. En pointillé fin : zone de turbulence en aval (sillage) ; R : résistance ; P : portance (sustantation).

(Roux, 1978). Les faces latérales sont hérissées d'épines parfois acérées (pl. XIV, fig. 13), source de turbulences et de ralentissement des filets d'eau, phénomène favorable à la nutrition de l'animal. L'angle entre la face dorsale et les faces latérales forme une carène vive (pl. IX, fig. 10) le long de laquelle l'écoulement de l'eau décolle de la surface de l'article. La turbulence latéralement et en aval de l'article est ainsi contrôlée et son effet de résistance limité au minimum. Les plaques ambulacraires sont souvent, elles aussi, hérissées d'épines (pl. IX, fig. 3). De plus, elles peuvent se disposer en une sorte d'écaillage (pl. VIII, fig. 10) permettant probablement de capter les particules nutritives contenues dans des filets d'eau se déplaçant longitudinalement sur la face ambulacraire. Notons que le développement de telles structures épineuses augmente considérablement la surface de contact avec l'eau et par suites les échanges possibles nécessaires à la physiologie de l'animal.

L'adaptation morphofonctionnelle des pinnules est donc remarquable. Elle confirme que la capture

des particules nutritives est nettement favorisée par les turbulences locales notamment au niveau des pinnules qui ainsi n'ont pas besoin de tourner leur face ambulacraire vers l'amont du courant.

b. Organisation des bras

Si l'on cherche à comparer les bras aux pinnules, il convient de remarquer qu'un tronc brachial comporte trois parties :

- une partie distale où la pinnulation est embryonnaire ou absente,
- une partie médiane à pinnulation homogène et peu de divisions,
- une partie proximale aux divisions fréquentes et aux premières pinnules adhérant en partie au tegmen.

Les deux premières peuvent être considérées comme homologues des parties distales et médianes des pinnules. La dernière présente des caractères très différents. Il est possible d'admettre qu'au cours des phases précoces de l'ontogénèse, des plaques ambulacraires puissent se transformer en pinnules et des pinnules en bras. Deux problèmes restent toutefois à résoudre concernant d'une part les caractères particuliers des articulations proximales des pinnules et les possibilités de comparaison avec les articulations proximales des bras, d'autre part la localisation des divisions et la signification de ses variations.

Les articulations proximales des séries brachiales

L'examen des synarthries des bras montre qu'elles diffèrent essentiellement de celles des pinnules par l'importance de la surface relative des aires musculaires. Les facettes des articulations des bras présentent fréquemment un témoin ontogénétique du stade « corbeilles d'insertion musculaire » des pinnules (pl. VIII, fig. 4 et 5).

Les pièces homologues des premiers articles des pinnules dont la crête fulcrale des facettes est transverse (pl. IX, fig. 4) devraient être les premières brachiales de chaque série: Chez les Metacrininae, l'articulation I Br 1+2 est une synostose apparemment normale, mais chez les Balanocrininae actuels et d'autres formes fossiles (RAMUSSEN, 1963 ; HESS, 1975), il s'agit d'une synarthrie à crête fulcrale totalement transverse (MACURDA et MEYER, 1975, pl. 21, fig. 4). Pour les II Br, chez les Metacrininae, les synarthries qui précèdent la synostose II Br 3+4 m'ont montré des crêtes fulcrales à tendance transverse mais cela reste discret. Alors que chez les Balanocrininae actuels, le caractère est plus nettement marqué.

La crête fulcrale transverse des premières synarthries des séries brachiales chez les Balanocrininae actuels et de nombreux autres Isocrinidae fossiles

me semble devoir être interprétée comme le maintien d'un caractère ontogénétique juvénile des bras observable à la base des pinnules. Ce dernier ne s'exprime plus chez la plupart des Pentacrininae actuelles (en dehors des Balanocrininae) et chez certains fossiles tels certains grands Balanocrininae comme les *Isselicrinus*. La différence notée plus haut entre les articulations proximales des bras et celles des pinnules chez les Metacrininae s'explique alors sans remettre en cause l'homologie bras-pinnule.

La division des bras

Vu sous l'angle ontogénétique et évolutionniste, le problème de la division des bras peut s'éclaircir. Si la première pinnule se transforme en bras, I Br 2 devient axillaire : c'est le cas de tous les Isocrinida mésozoïques. Si toute pinnule peut potentiellement devenir un bras, la position de l'axillaire peut devenir plus variable : c'est le cas de toutes les Pentacrininae pour les séries au-delà des primi-brachiales et c'est ce qui fait l'originalité des primi-brachiales des Metacrininae.

J'ai déjà signalé plus haut que le nombre de brachiales par série tend à diminuer du Mésozoïque à l'Actuel. La même tendance évolutive se manifeste-t-elle chez les Metacrininae? S'exprime-t-elle au cours de l'ontogénèse?

Une première réponse positive résulte de l'analyse du tableau I. D'abord, le nombre de brachiales par série diminue des segments les plus distaux (les plus jeunes) vers les segments les plus proximaux (les plus âgés). Ensuite, le nombre de brachiales n'est jamais fixe, il oscille autour d'un mode, mais de manière non aléatoire. Le polygone de fréquences est particulièrement dispersé et dissymétrique vers les valeurs les plus faibles pour les séries distales. Le coefficient de variabilité est plus faible à partir des II Br et très réduit pour les I Br. Les exemples pris figure 7 illustrent ce phénomène commun aux espèces des genres *Saracrinus* et *Metacrinus*. De même, j'ai vérifié cette tendance ontogénétique en comparant jeunes et adultes appartenant à la même espèce : les fortes valeurs sont nettement plus fréquentes chez les jeunes (comparer par exemple les spécimens 4 et 5 de *Metacrinus musorstomae*, voir aussi les données de GISLEN, 1922).

On remarquera que chez *Metacrinus*, l'emplacement de la deuxième synostose des I Br présente un net parallélisme avec l'emplacement de la première axillaire chez *Saracrinus* (fig. 7). De même, j'ai pu constater que lorsqu'une deuxième synostose existe dans une série uniramée, elle se situe à l'emplacement le plus probable de l'axillaire s'il y avait division. A certains niveaux des bras semblent donc exister deux caractères potentiellement réalisables : synostose ou axillaire. Les deux genres de Metacrininae sont l'expression de cette alternative.

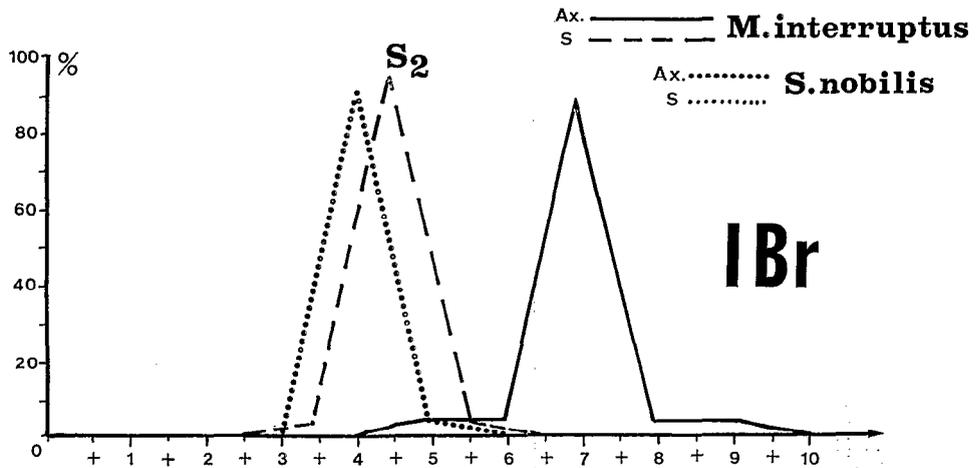
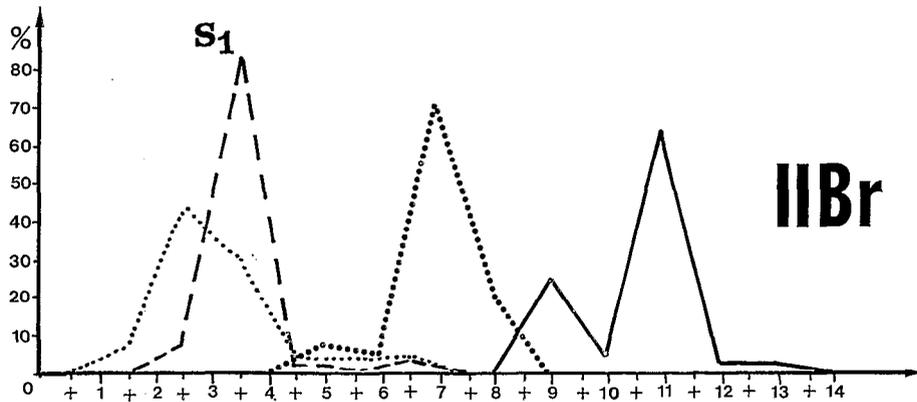
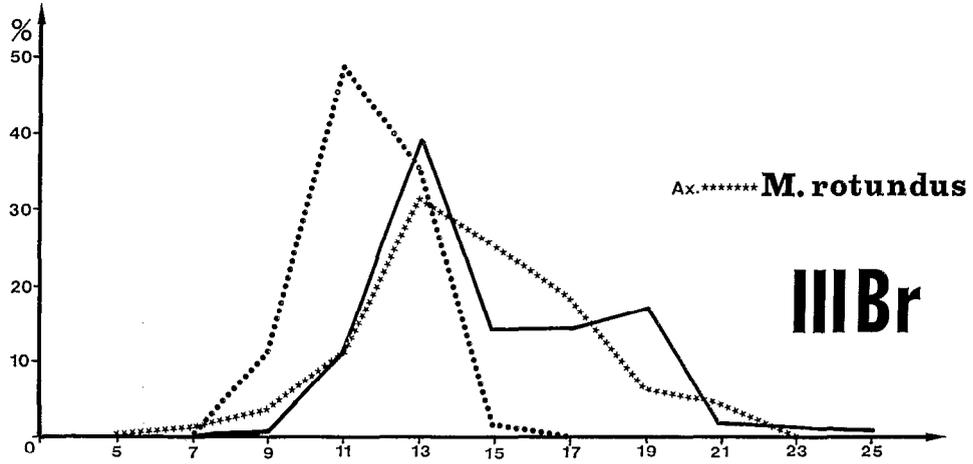


Fig. 7. — Division des bras chez *Metacrinus* et *Saracrinus*.
 Ax : pièce axillaire ; S : synostose. Fréquences exprimées en pourcentage d'après les données de GISLEN (1922).

La relation entre les synostoses et la division des bras évoque le problème du rôle des régénérations (GILSEN, 1924 ; ROUX, 1976). Le nombre de régénérations observées sur le matériel MUSORSTOM n'était pas suffisant pour aborder une analyse statistique. Toutefois, deux remarques ne semblent significatives :

— dans la presque totalité des cas, la régénération s'opère à la suite d'une rupture au niveau de la première synostose de la série. Rien n'indique que la pièce hyposynostosale puisse se transformer en axillaire lors d'une régénération, au contraire. C'est d'ailleurs la seule pièce à ne pas posséder de pinnule. Les pinnules ne semblent pouvoir évoluer en bras que chez des individus très jeunes. Il faut donc faire appel à d'autres causes pour tenter d'expliquer la réduction du nombre de brachiales par série au cours de toute l'ontogénèse ;

— en revanche, dans le bras régénéré, une axillaire peut apparaître à l'emplacement de la seconde synostose précédente. En tout état de cause, les régénérations semblent bien avoir pour effet de réduire le nombre de brachiales par séries. Chez les adultes, de nouvelles divisions distales apparaissent lors des régénérations. Lorsque les ruptures se produisent au niveau des I Br ou des II Br, l'effet réducteur jouera sur tout le reste du nouveau bras. J'ai noté que les régénérations les plus fréquentes se situent au niveau de la première synostose des III Br. C'est aussi pour III Br que la distribution du nombre de brachiales est la plus spectaculairement dissymétrique vers les petites valeurs (fig. 7). L'effet réducteur des régénérations semble être l'expression de tendances ontogénétiques profondes qui peuvent chez d'autres taxons dominer dès les plus jeunes stades ou s'être traduit par l'évolution phylogénétique connue depuis le Mésozoïque.

La division des bras et son évolution semblent donc la résultante de trois facteurs :

(1) le plus primitif, le plus précoce aussi au cours de l'ontogénèse, correspond à la transformation d'une pinnule en un nouveau bras ;

(2) à un emplacement donné peut apparaître soit une synostose, soit une axillaire. La pièce hyposynostosale ne semble pas pouvoir être à l'origine d'une axillaire. C'est au moment de la genèse (ou de la régénération) d'un bras que se détermine l'une ou l'autre ;

(3) les régénérations successives ont un effet global réducteur du point de vue du nombre de brachiales par séries et multiplicateur du point de vue du nombre des bras.

Il est bon de souligner la haute fréquence des nombres impairs de brachiales par série. Ce fait évoque, à mon avis, une association originelle des brachiales par paires, l'axillaire remplaçant une

paire unie par une synostose. Il s'estompe au niveau des II Br et des I Br.

L'interprétation morphofonctionnelle de l'organisation de la couronne n'est possible qu'en considérant l'interaction de trois fonctions : nutrition (« pouvoir filtrant »), sustentation et protection de la masse viscérale.

La nutrition : le « pouvoir filtrant » de la couronne ou plutôt sa capacité à capter les particules nutritives contenues dans l'eau est proportionnelle à la surface des zones ambulacraires. Cette dernière dépend non seulement du nombre de bras mais aussi de la longueur des derniers rameaux. Plus les axillaires sont proximales, plus les derniers rameaux sont longs, plus la surface ambulacraire est grande pour un nombre de bras donné. Par ailleurs, à densité constante de particules nutritives en suspension dans l'eau, la quantité recueillie par l'animal dans un temps donné est fonction de la vitesse du courant. Ainsi peut-on écrire la relation :

$$Q_n = D \times S \times V$$

(Q_n = quantité de nourriture captée dans un temps donné,

D = densité en particules nutritives,

S = surface ambulacraire,

V = vitesse du courant).

La sustentation : la tension T exercée sur le pédoncule par la résultante de la portance et de la résistance de la couronne a pour limite la solidité de celui-ci. C'est un des principaux facteurs définissant le seuil supérieur de rhéophilie et donc une valeur supérieure de V . L'étude des forces exercées sur un obstacle par un fluide en mouvement (FORTIER, 1974) appliquée à notre problème permet d'avancer, en première approximation, la relation :

$$T = K S' V^2$$

où K est une variable liée essentiellement à des facteurs indépendants de l'organisation de la couronne,

et S' la surface caractéristique de la couronne du point de vue hydrodynamique, très proche de S ou lui étant proportionnelle.

On voit que pour une surface S ou S' donnée, un courant plus rapide se traduit par une augmentation plus forte de T que de Q_n . En revanche, en maintenant la valeur de Q_n , une augmentation de S ou de S' permet d'abaisser V tout en diminuant éventuellement T ou au pire, en gardant T subconstant.

La protection de la masse viscérale : lorsque toutes les divisions des bras sont regroupées proximale-ment (par exemple, comme chez *D (Annacrinus) wyville-thomsoni*, les premiers rameaux des bras sont très jointifs et constituent avec la coupe dorsale une sorte de calice évasé adhérent au tegmen. Dans le

cas des Metacrininae l'espace interradianal au niveau des I Br est couvert par les premières pinnules aplaties contre le tegmen. La protection paraît moins solide. Elle n'est pas réalisée avec une économie de moyens comme dans le premier cas.

Ainsi la réduction du nombre de brachiales par série tend à augmenter le taux de captures de particules nutritives pour un nombre donné de bras sans affaiblir le système de sustentation et en permettant une protection plus efficace des organes essentiels de l'animal contenus dans la thèque, ceci avec une architecture simple. Sous cet angle, les Metacrininae paraissent posséder une organisation de la couronne très archaïque par rapport à celle des autres Pentacrines actuelles.

2. Au niveau du pédoncule

a. Composition des nodotaxis

Au cours de l'ontogénèse d'un nodotaxis, un fait domine : la croissance du nombre d'internodales souvent accompagnée de la réduction de l'hétérométrie entre les columnales.

Il me paraît indispensable de dissocier deux niveaux d'observation pour analyser ce problème : le développement d'un nodotaxis du côté proximal vers le côté distal d'un pédoncule sur un animal correspondant à une tranche d'âge donnée d'une

part, la comparaison entre nodotaxis matures appartenant à des pédoncules de diamètres différents (supposés représentatifs de tranches d'âges différentes) d'autre part.

Le long d'un même pédoncule

L'évolution des nodotaxis le long d'un même pédoncule est dans ses grands traits, identique à celle observable chez les autres Pentacrines. La croissance du nombre d'internodales et leur hétérométrie caractérise la partie proximale du pédoncule. Ensuite, le nombre d'internodales se stabilise (fig. 8) et selon les cas, une légère hétérométrie se maintient, ou progressivement l'ensemble devient homogène. On remarque qu'au niveau des courbures permanentes du pédoncule, il reste toujours une hétérométrie des columnales.

Sur le matériel MUSORSTOM, je n'ai pas observé de cas de blocage de la croissance dans la partie distale du pédoncule bien que cela soit très fréquent chez les autres Pentacrines (Roux, 1976). Toutefois, le diamètre maximum se situe en général côté proximal, mais la différence avec le diamètre distal reste relativement faible.

Comparaisons entre des pédoncules de jeunes et d'adultes

Les figures 4 et 5 montrent qu'en général, le nombre d'internodales par nodotaxis mature tend à augmenter au cours de la croissance de l'animal

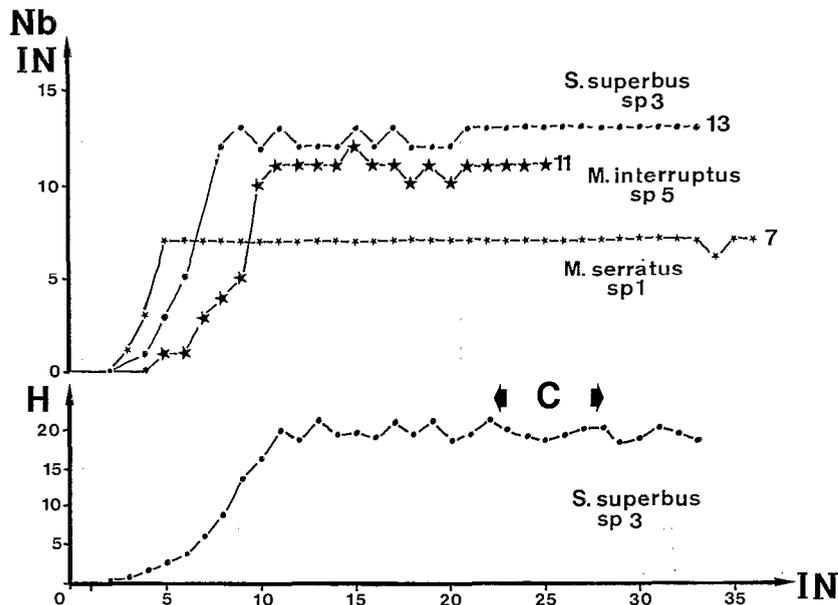


Fig. 8. — Profils de croissance du pédoncule chez les Metacrininae.

C : courbure permanente du pédoncule ; H : hauteur d'un nodotaxis ; IN : nombre d'internodes cumulé à partir de la coupe dorsale ; Nb IN : nombre d'internodales par nodotaxis.

Mais cette règle valable sur l'ensemble d'une population souffre des exceptions individuelles. (Comparer par exemple les deux spécimens de *M. musorstomae* recueillis à la station 51). En fait, elle n'apparaît clairement que lorsqu'on dispose d'individus très jeunes et d'une population assez importante (voir, par exemple, les populations de *Saracrinus nobilis* var. *tenuis* et de *M. interruptus* décrits par GISLEN, 1922). Si cette règle possède une valeur générale, force est de reconnaître que l'ensemble des spécimens décrits sous le nom de *Saracrinus nobilis* est très hétérogène.

Il est intéressant de noter que les spécimens les plus jeunes de *Saracrinus* et *Metacrinus* dont les adultes possèdent en moyenne 11 ou 13 internodales par nodotaxis mature, en possèdent relativement fréquemment 7. Les nodotaxis de formes comme *S. varians* ou *M. serratus* garderaient donc des caractères juvéniles.

Comme chez d'autres Pentacrines (ROUX, 1976), l'aplatissement des columnales est nettement plus fort chez les adultes que chez les jeunes Metacrininae (comparer les spécimens 4 et 5 de *M. musorstomae*). De même, le nombre d'articles par cirres est plus élevé chez les adultes.

b. Caractères des articulations

Les variations ontogénétiques les plus importantes apparaissent en comparant les articulations proximales et les articulations distales d'un pédoncule qu'il s'agisse d'un spécimen jeune ou adulte.

Les synostoses

Les variations les plus spectaculaires de la morphologie des synostoses ont été observées chez *M. interruptus* (pl. VI, fig. 4 ; pl. VII, fig. 3 et 6). Proximalement, les zones pétaloïdes sont séparées par un large et profond sillon interpétaloïde. Le réseau synostosal ne couvre que les zones pétaloïdes (pl. VII, fig. 4). Le crenularium est net et régulier. Le canal axial reste encore largement ouvert. Au cours de l'ontogénèse, la dépression interpétaloïde se ferme, le crenularium devient irrégulier et un réseau secondaire comble le canal axial. Le réseau synostosal couvre la totalité de la facette à l'exception du canal axial (pl. VI, fig. 7). Distalement, la facette a perdu tout relief, le réseau synostosal s'est épaissi (pl. VII, fig. 7) et envahit même le canal axial totalement comblé.

Les symplexies

Les variations morphologiques des symplexies sont moins importantes. Proximalement, les zones

interpétaloïdes sont plus larges et le crenularium moins développé. Ces caractères s'estompent vers les articulations distales (pl. VII, fig. 1, 2 et 5).

Pour les symplexies, il est intéressant d'analyser l'ontogénèse au niveau microstructural et particulièrement au sein de l'aréola. En effet, l'organisation des mailles du réseau α reflète celle des faisceaux de fibres collagènes qui assurent la cohésion et la résistance du pédoncule.

TABLEAU IX

Taille moyenne des mailles du stéréome chez trois espèces de Metacrininae. (C : coupe, F : facette, J : jeune, A : adulte, S : sénile ; valeurs en millièmes de millimètre.)

	Réseau α	Réseau β
<i>S. superbus</i>	23,6 (C., A.) ; 25,3 (F., A.) ; 28,6 (F., S.)	31,6 (S.)
<i>M. serratus</i>	21,2 (C., A.) ; 23,6 (F., A.)	30,9 (A.)
<i>M. musorstomae</i>	21,7 (C., J.) ; 22,7 (F., J.) ; 23,6 (C., A.) ; 25 (F., A.)	39,5 (J.) 36,1 (A.)

Sur l'ensemble des mailles du réseau α , leur taille moyenne augmente au cours de l'ontogénèse (tab. IX) chez les espèces étudiées ici. Le nodotaxis le plus distal du spécimen le plus robuste de *Saracrinus superbus* (sp. 4) présente aussi la taille moyenne des mailles la plus élevée, ce qui confirme la poursuite de la croissance chez les nodotaxis séniles.

L'examen des courbes biométriques radiales (fig. 9) ne fait apparaître aucune évolution vers un niveau d'organisation particulier du réseau α . Les centres de croissance sont nombreux et peu développés. Ils se superposent de manière apparemment assez aléatoire. En fait, la seule ébauche sensible d'une organisation du réseau α (donc des faisceaux de fibres collagènes) consiste en l'individualisation de grosses mailles pouvant atteindre 50 μ au centre des zones pétaloïdes de *M. musorstomae* (pl. XI, fig. 2). La même tendance existe chez les *Isselocrinus*, mais avec un degré d'organisation nettement plus élaboré (Roux, 1977, fig. 3 C).

Comparé à celui des autres Pentacrines (Roux, 1975 ; MACURDA et ROUX, à paraître), le niveau d'organisation du réseau α des symplexies des Metacrininae semble très faible.

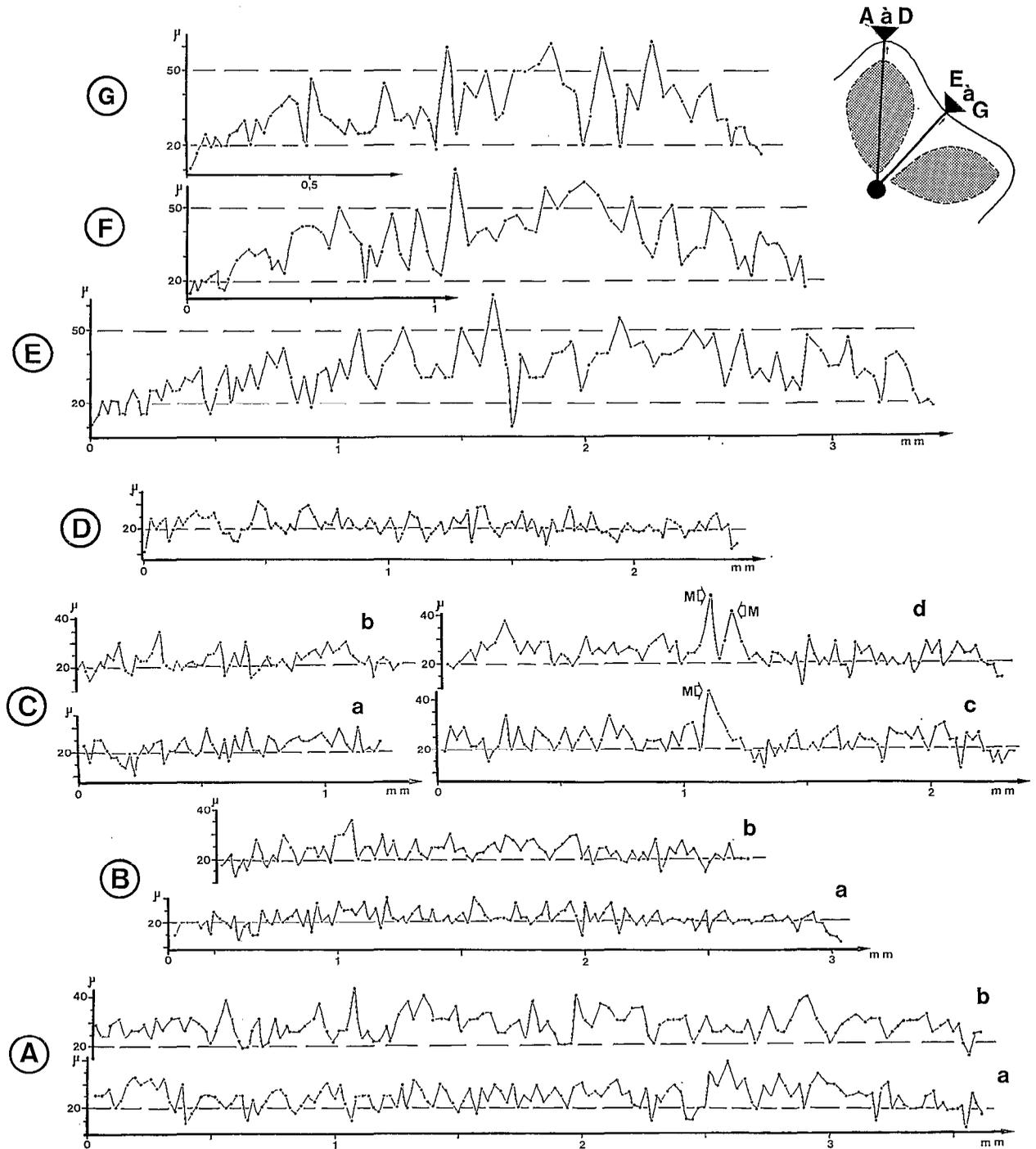


Fig. 9. — Biométrie du stéréome des colonnales distales. Courbes radiales. **A à D** : réseau α ; **E à G** : réseau β . **A** : *Saracrinus superbus*, sp 4, a : coupe transversale, b : facette ; **B** : *Melacrinus serratus*, sp. 1, a : coupe transversale, b : facette ; **C** : *Melacrinus musorstomae*, sp. 4 (a et b) sp. 5 (c et d), a et c : coupe transversale, b et d : facette ; **M** : grosse maille ; **D** : *Melacrinus interruptus*, sp. 5 : coupe transversale ; **E** : *Saracrinus superbus*, sp. 4 ; **F** : *Melacrinus interruptus*, sp. 4 ; **G** : *Melacrinus serratus*, sp 1. Pour les comparaisons du point de vue ontogénétique, suivre dans l'ordre des lettres minuscules du réseau le plus jeune au réseau plus âgé.

IV. CONCLUSION

L'étude du matériel recueilli par la campagne MUSORSTOM aura donc permis de mieux connaître l'originalité des Metacrininae et d'affiner l'approche des caractères distinctifs des différents taxons. De plus, l'analyse de l'ontogénèse de la couronne et du pédoncule permet de mieux comprendre certains aspects de la variabilité des caractères et de situer les Metacrininae au sein de l'évolution des Pentacrininae fossiles et actuelles.

Du point de vue systématique, il paraît indispensable de raisonner à partir de données ayant un minimum de signification statistique. J'ai ainsi pu démontrer la réalité de la séparation en deux genres : *Saracrinus* et *Metacrinus* proposée par A. H. CLARK (1923). Le nombre de brachiales par série est nettement plus faible chez *Saracrinus* que chez *Metacrinus* et ceci touche toutes les séries et pas seulement les I Br. Dans les deux genres apparaissent les mêmes tendances évolutives du pédoncule et les convergences sont nombreuses : nombre moyen d'internodales par nodotaxis se fixant à 7, 11 ou 13 selon les espèces, variations de l'ornementation, caractères des symplexies ou des synostoses. Les deux genres se différencient essentiellement par les caractères de la couronne. Le pédoncule apparaît comme peu évolué par rapport à celui des autres Pentacrininae.

La confrontation entre l'histoire des Pentacrininae et les caractères ontogénétiques que j'ai mis en évidence à partir de l'étude des Metacrininae éclaire certains aspects de leur phylogénèse (fig. 10). Trois grandes étapes marquent l'histoire des Pentacrininae : au Jurassique, au Crétacé Supérieur et au cours de la période récente et actuelle. A chaque étape, la diversification du groupe s'est accrue pour être maximale actuellement. Dès le Trias supérieur, *Isocrinus* et *Balanocrinus* sont bien distincts. Bien que les Pentacrininae jurassiques soient encore relativement mal connues, il apparaît que la différenciation en genres reste faible (surtout chez les Balanocrininae). Le nombre d'espèces d'Isocrininae est assez élevé et surtout les populations comportent de nombreux individus ; c'est un fossile fréquent de cette époque. Au Crétacé Supérieur, de nouveaux genres se différencient surtout chez les Balanocrininae, mais le nombre d'espèces reste apparemment nettement plus faible qu'au Jurassique et en populations moins abondantes. La période récente et actuelle est marquée soit par un grand nombre d'espèces par genre (cas des Metacrininae), soit par une relative différenciation au niveau du genre (ou du sous-genre), chaun n'étant souvent représenté que par une seule espèce (cas des Diplocrininae).

Depuis le Crétacé Supérieur, le fait général marquant dans l'évolution de la morphologie des Pentacrininae est la réduction du nombre de brachiales par série. Le phénomène touche indiscutablement les *Isocrinus* dès l'Éocène terminal (MOORE et VOKES,

1953). Le cas de *Cainocrinus tintinnabulum* est intéressant, car l'espèce est plus ancienne (Éocène Inférieur). Selon la reconstitution de RASMUSSEN (1972), II Br 4 serait axillaire. Nous ne disposons malheureusement d'aucune autre information paléontologique précise sur ce problème. J'ai démontré, plus haut, que malgré les apparences, la tendance réductrice affecte aussi les Metacrininae. Chez les Balanocrininae, la conservation de couronnes fossiles est exceptionnelle. La seule information concerne les *Issellicrinus* du Paléogène (RASMUSSEN, 1972) qui possèdent encore de nombreuses brachiales par série, ce qui contraste avec les bras des *Neocrinus* actuels.

La tendance à la disparition de la synarthrie située au niveau des premières articulations des séries brachiales proximales existe dans tous les groupes. Elle est particulièrement forte après le Crétacé chez les Isocrininae et les sous-familles qui y sont liées. Elle est moins fréquente chez les Balanocrininae (cas de *Issellicrinus*). Le maintien de cette synarthrie semble correspondre au maintien d'un caractère ontogénétique juvénile (ou archaïque). C'est ce qui explique la fréquence décroissante de ce caractère du Mésozoïque à l'Actuel.

L'adaptation morphofonctionnelle du pédoncule aux vasières à taux de sédimentation éventuellement élevé (Roux, 1976) touche fréquemment les Balanocrininae (*Austinocrinus*, certains *Balanocrinus*, *Issellicrinus*, *Hypalocrinus*) et plus rarement les groupes proches des Isocrininae (*Seirocrinus*, *Cainocrinus*, *Annacrinus*). Les Metacrininae présentent une très faible différenciation du pédoncule et donc possèdent encore tout leur potentiel d'adaptation. Si l'on peut considérer que la radiation adaptative des Diplocrininae est réalisée pour l'essentiel, en revanche, celle des Metacrininae ne semble que débiter. Ceci expliquerait la prolifération relative des espèces très proches morphologiquement, selon un éventail de formes très semblables chez chacun des deux genres : de *S. varians* à *S. superbus* ou *S. angulatus* chez *Saracrinus* ; de *M. wyvillei* à *M. interruptus* ou *M. multisegmentatus* chez *Metacrinus*.

Les mêmes tendances évolutives touchant les différents phylla de Pentacrininae, on comprend mieux la fréquence des convergences morphologiques et les confusions qu'elles ont pu engendrer.

Les Metacrininae restent encore très mal connus au regard du puissant intérêt qu'ils offrent. Leurs aspects archaïques, peu évolués, permettent d'envisager des comparaisons fructueuses avec leurs ancêtres mésozoïques. Leur apparition récente et le fait qu'ils amorcent probablement actuellement leur extension et leur radiation adaptative, favorisent les possibilités d'une analyse minutieuse des facteurs écologiques qui ont pu influencer l'évolution des Pentacrininae. Une telle recherche serait maintenant d'un grand intérêt.

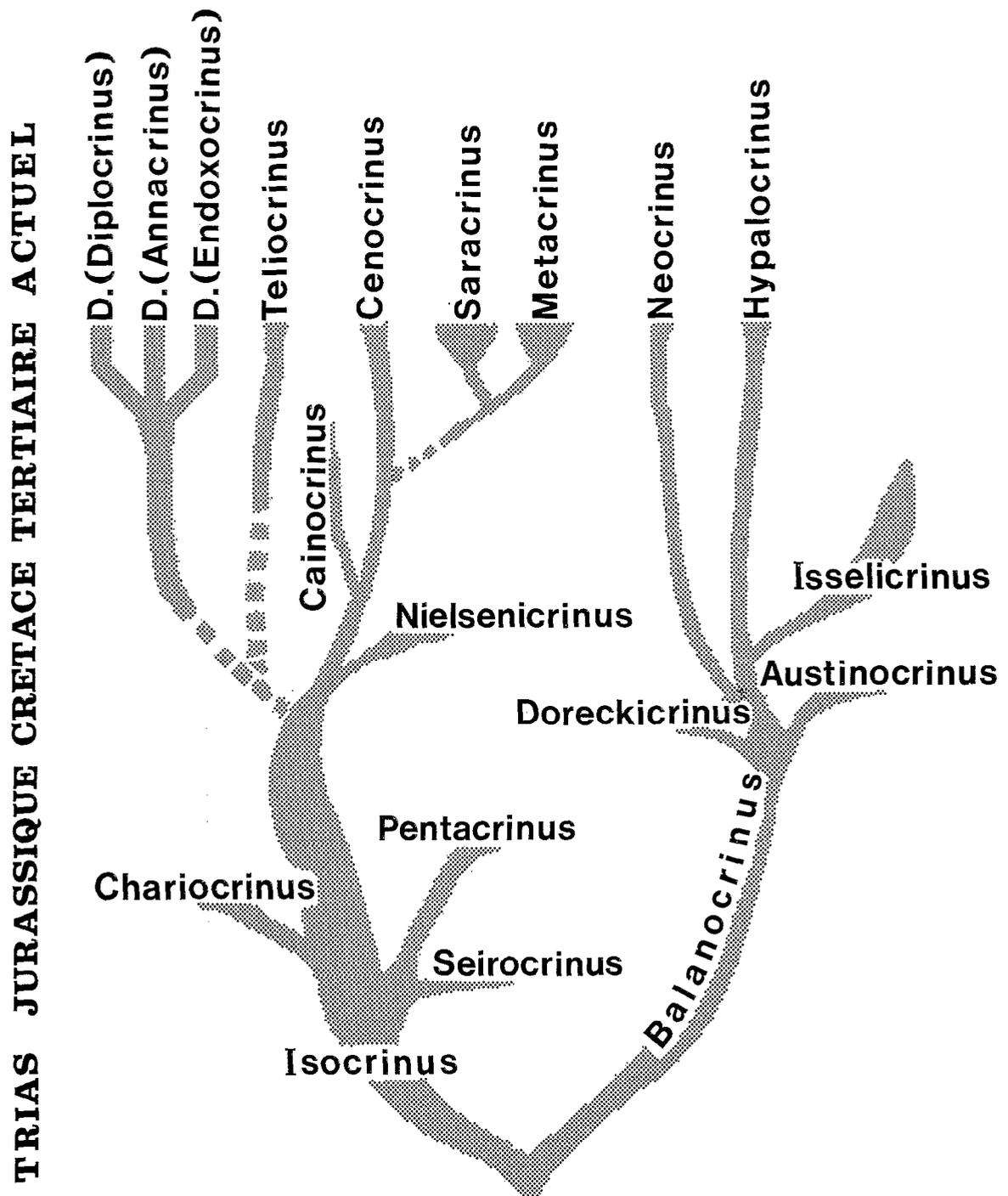


Fig. 10. — Évolution des Pentacrines depuis leur apparition au Trias.

PLANCHE I

- 1 : *Saracrinus superbus*, spécimen 1, fraction du pédoncule entre le 10^e et le 14^e internode, ×1,2; 2 : Même spécimen, partie proximale du pédoncule et base de la couronne, ×1,2; 3 : *Saracrinus superbus*, spécimen 2, partie proximale du pédoncule, ×1,2; 4 : *Saracrinus superbus*, spécimen 3, pédoncule; à gauche, partie proximale; à droite, partie distale, ×0,4; 5 : Même spécimen, vue latérale d'un bras, ×0,6. 6 : Même spécimen, bras parasité par un Mysostome (flèche), ×0,6; 7 et 8 : *Saracrinus nobilis*, collection École des Mines de Paris, faisceaux de fibres collagènes empruntant les microcanaux du réseau α du stéréome; 7 : vue en contre-plongée de l'espace interarticulaire entre deux colonnales, ×900; 8 : coupe paraxiale d'une colonnale au niveau d'une zone pétaloïde, ×900.

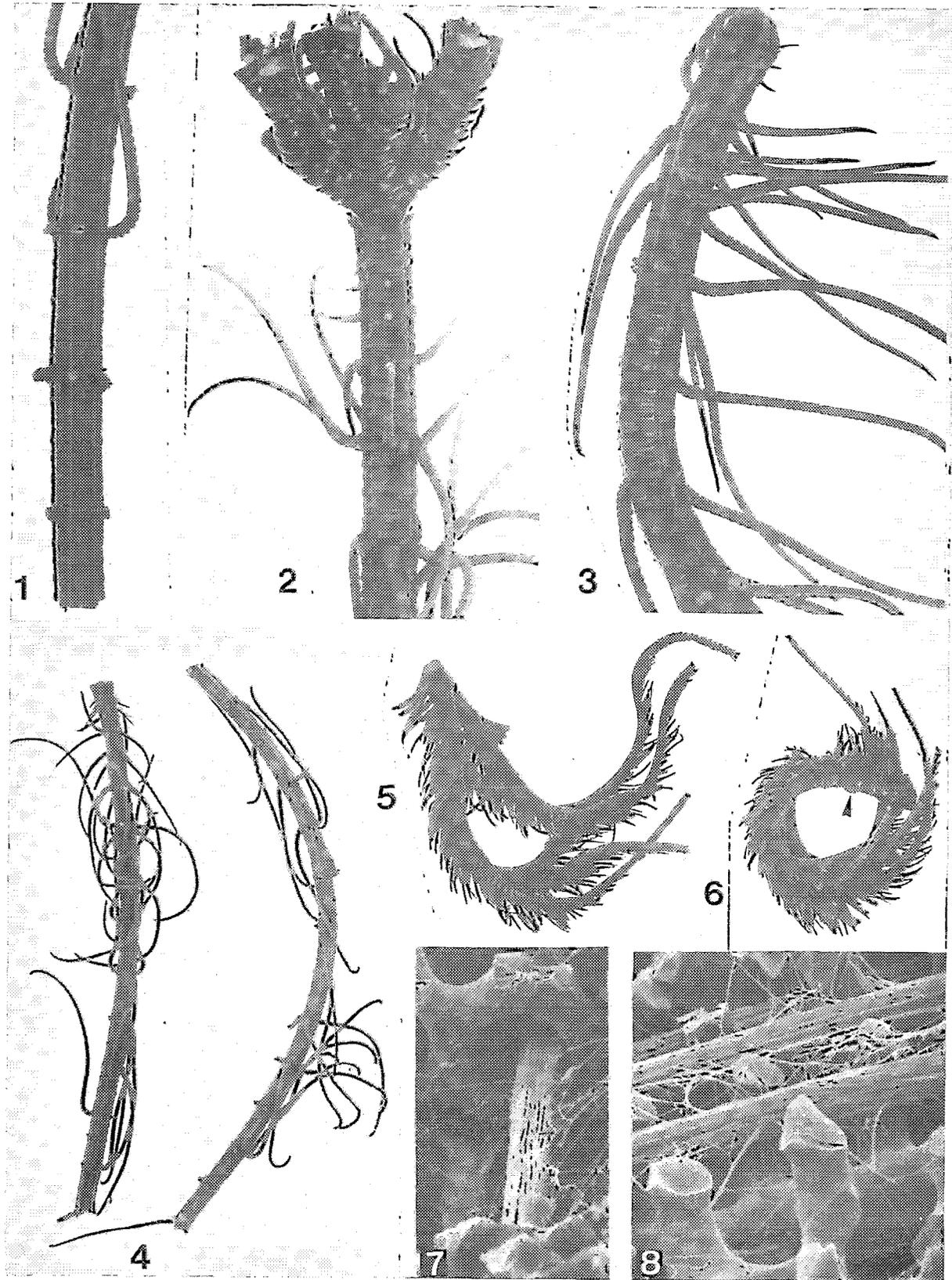


PLANCHE II

1 et 2 : *Saracrinus superbus*, spécimen 4, articulations distales du pédoncule; **1** : symplexie, $\times 5,5$; **2** : synostose, $\times 5,5$.
3 et 4 : *Saracrinus superbus*, spécimen 1, articulations du pédoncule au niveau du 14^e nodotaxis; **3** : symplexie, $\times 5,5$; **4** : synostose, $\times 5,5$; **5** : Même articulation que fig. 4, canal axial de la synostose, $\times 125$; **6** : Même articulation que fig. 1, $\times 11$; **7** : *Saracrinus superbus*, spécimen 4, vue latérale d'une nodale distale, $\times 11$; **8** : Même spécimen, facette articulaire d'un article proximal de cirre, $\times 25$; **9** : *Saracrinus varians*, pédoncule, collection Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Challenger, Station 214; stéréome d'une columnale, l'altération montre les sutures entre les spicules originels, $\times 1200$; **10** : Même spécimen, synostose, canal axial, $\times 125$; **11** : Même spécimen, synostose, $\times 30$; **12** : Même spécimen, synostose, $\times 12$; **13** : Même spécimen, symplexie, $\times 12$; **14** : Même spécimen, zone pétaloïde de la symplexie, $\times 30$.

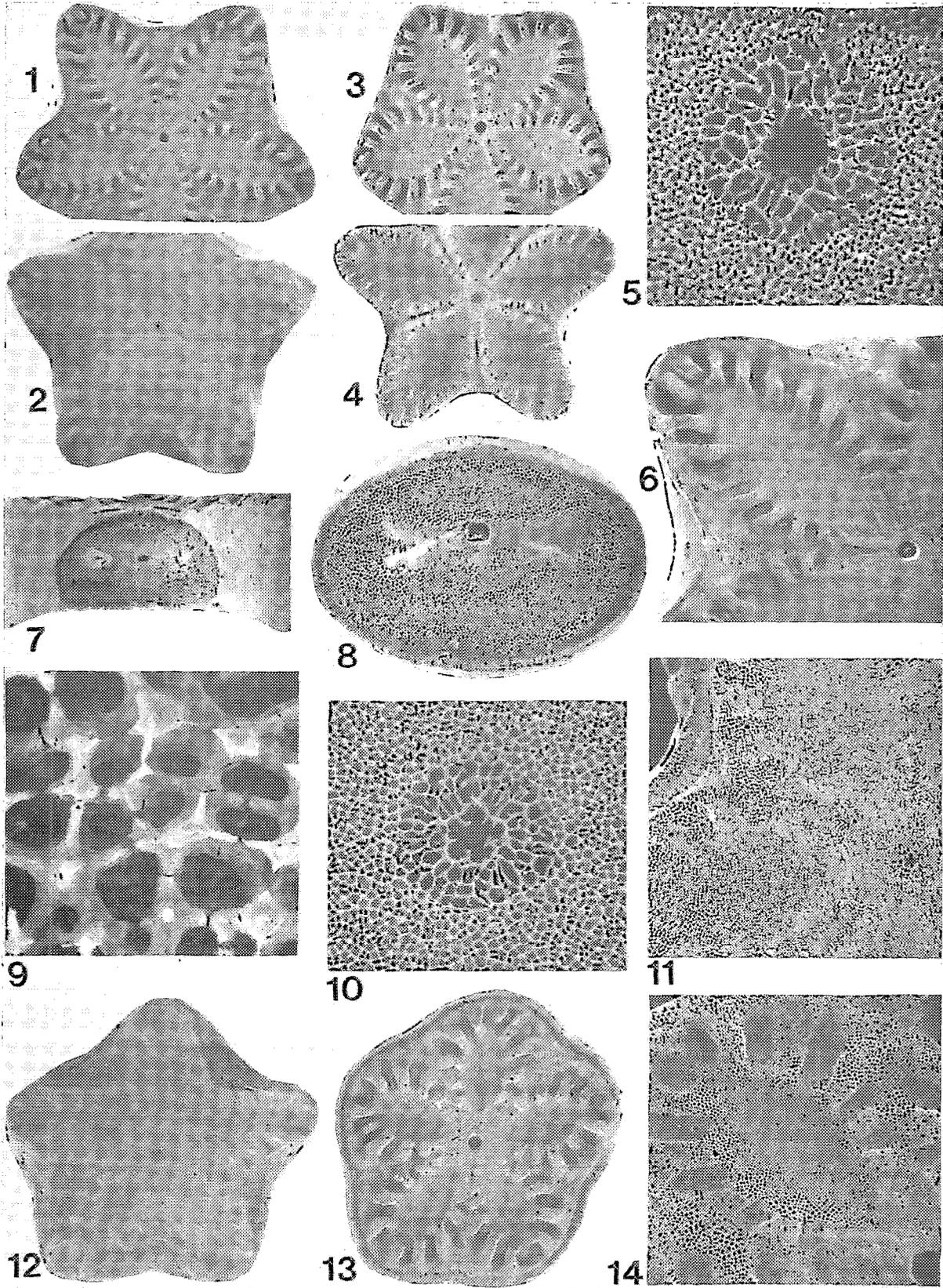


PLANCHE III

Saracrinus superbus, spécimen 1

1 : Synarthrie au niveau des II Br, $\times 10$; **2** : Face distale de III Br ax., $\times 18$; **3** : Synostose II Br 3+4, $\times 10$; **4** : Synarthrie au niveau des IV Br, $\times 20$; **5** : Moitié proximale d'une pinnule, $\times 12$; **6** : Même pinnule, détail de l'ambulacre, $\times 60$; **7** : Autre pinnule, vue générale, $\times 12$; **8** : Détail de la crête fulcrale de la synarthrie brachiale de la figure 4, $\times 90$; **9** : Détail de la surface d'insertion musculaire de la même brachiale; fines apophyses développées sur le réseau β , $\times 300$; **10** : Synostose IV Br 3+4, $\times 20$; **11** : Synarthrie d'insertion de la pinnule sur une brachiale; la flèche indique la zone d'insertion musculaire, $\times 60$; **12** : Même articulation, détail du réseau α à mailles allongées de l'aire ligamentaire externe, $\times 400$; **13** : Même articulation que figure 10, détail du réseau synostosol, $\times 400$.

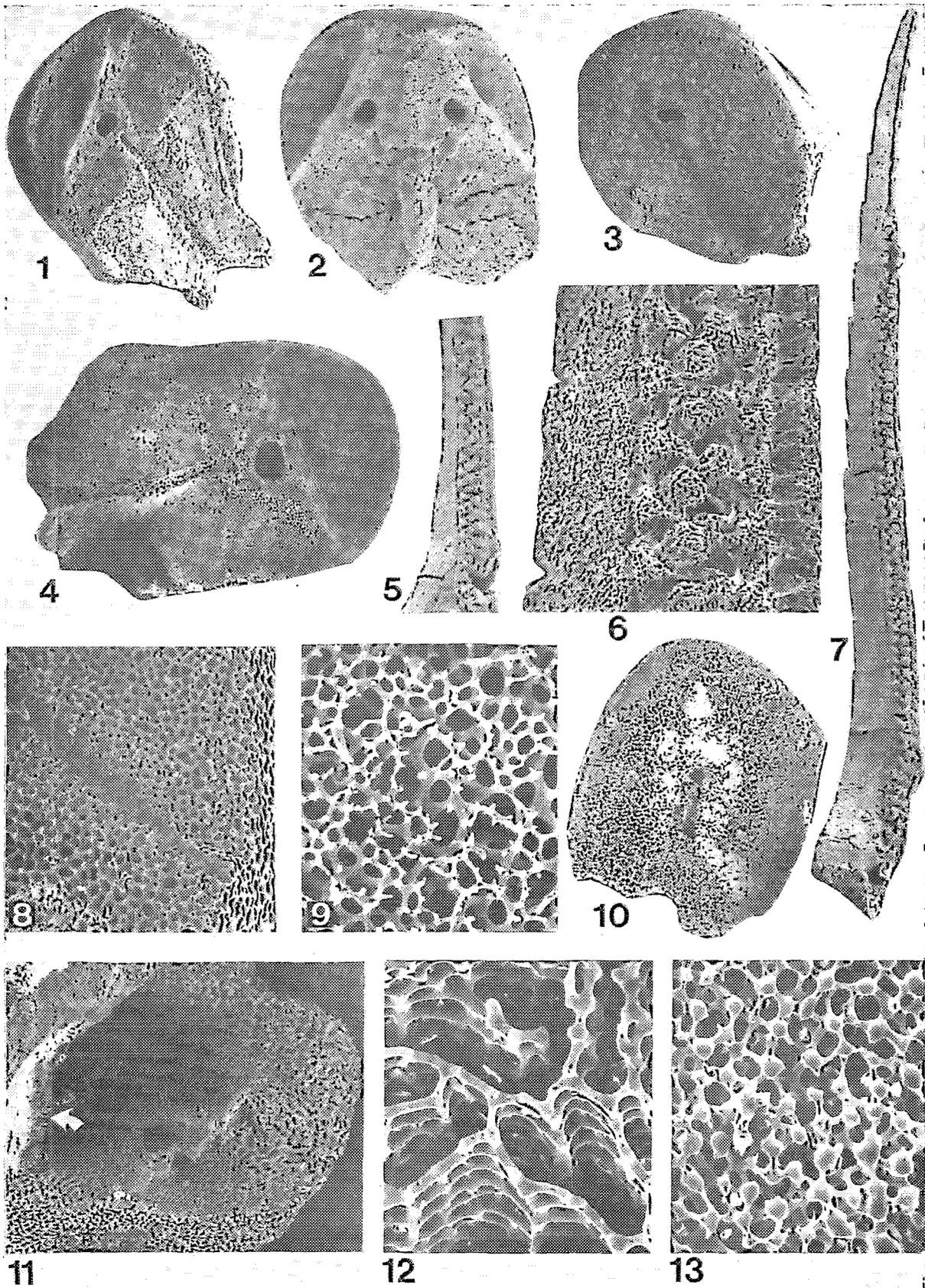


PLANCHE IV

Saracrinus superbus, spécimen 1, pinnule

1 : Premier article de pinnule, facette proximale, vue de profil côté interne, $\times 30$. c : corbeille musculaire, F : crête fulcrale, L.E. : aire ligamentaire externe, L.I. : aire ligamentaire interne; **2** : Premier article d'une autre pinnule, facette proximale, vue de dessus, dispositif symétrique par rapport à la figure 1. même légende, $\times 30$; **3**. Même articulation, détail du stéréome dans la partie interne de la corbeille musculaire, $\times 300$; **4** : Même articulation, aire ligamentaire externe, $\times 90$; **5** : Détail de la figure 4, réseau α à mailles allongées, $\times 300$; **6** : Détail de la figure 4, réseau α normal, $\times 300$; **7** : Troisième article de pinnule, le bord signalé par la flèche a été cassé pour mieux montrer l'autre côté latéral interne, $\times 25$; **8** : Même article, corbeilles musculaires et aires ligamentaires internes de la facette proximale, $\times 60$; **9** : Même article, même facette, apophyses d'insertion musculaire de la corbeille vues de profil, $\times 600$; **10** : Article plus distal, vue interne, $\times 30$; **11** : Même article, rides internes liées à l'insertion des pièces ambulacraires, $\times 90$; **12** : Synarthrie de la portion médiane d'une pinnule, $\times 30$; **13** : Articulation distale peu différenciée, $\times 30$.

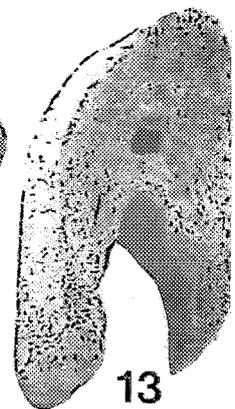
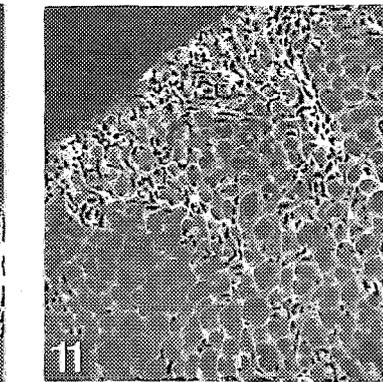
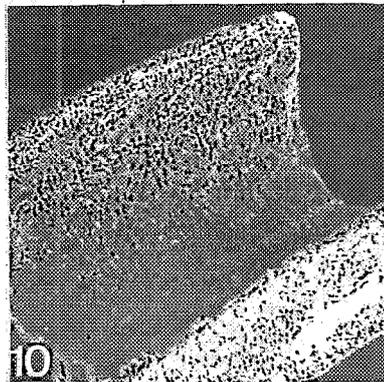
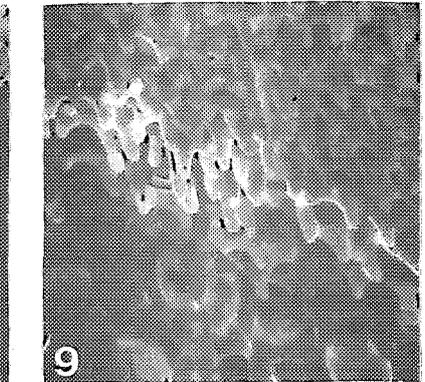
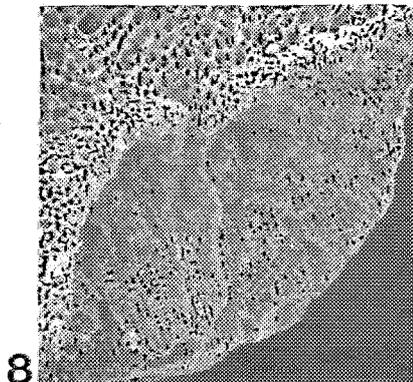
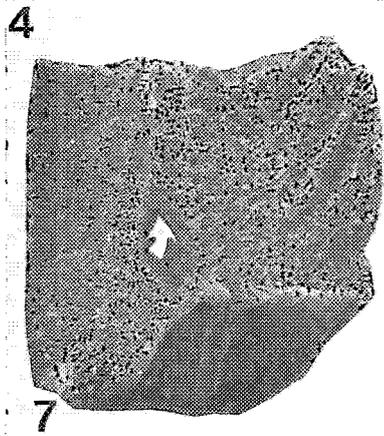
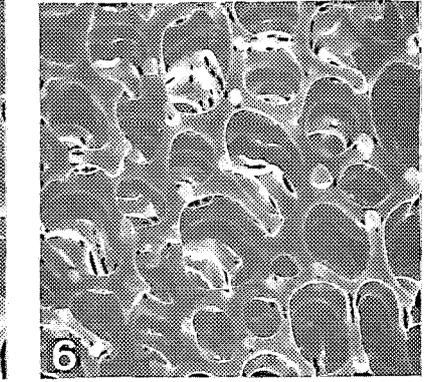
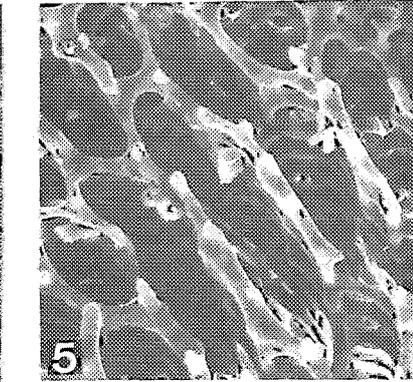
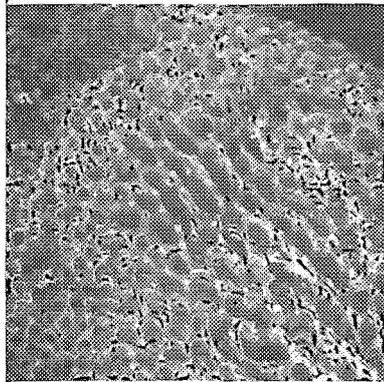
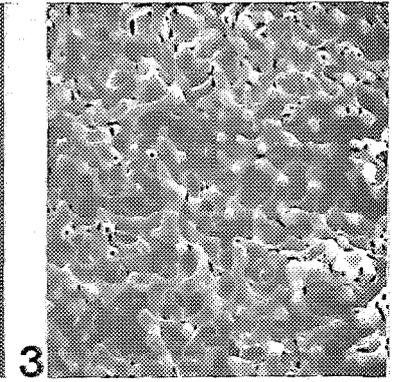
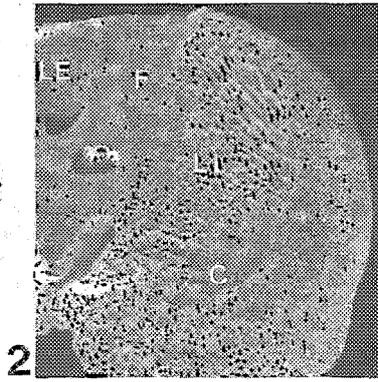
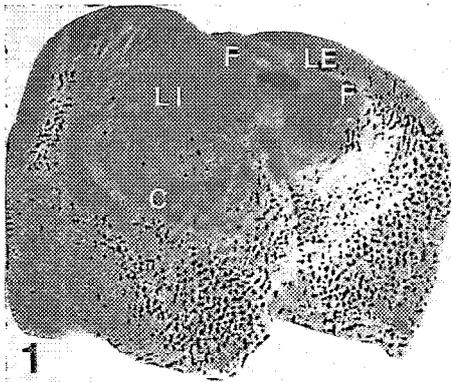


PLANCHE V

Metacrinus interruptus

1 : Spécimen 6, partie proximale du pédoncule et coupe dorsale, $\times 1$; **2** : Même spécimen, partie distale du pédoncule, $\times 1$;
3 : Même spécimen, partie médiane du pédoncule avec les cirres couverts de *Scalpellum balanoïdes*, $\times 1$; **4** : Spécimen 4, tronc
brachial présentant une dichotomie endotome, $\times 0,6$; **5** : Spécimen 6, partie proximale de la couronne, $\times 1$; **6** : Spécimen 2, tronc
brachial vue de profil, $\times 0,6$.

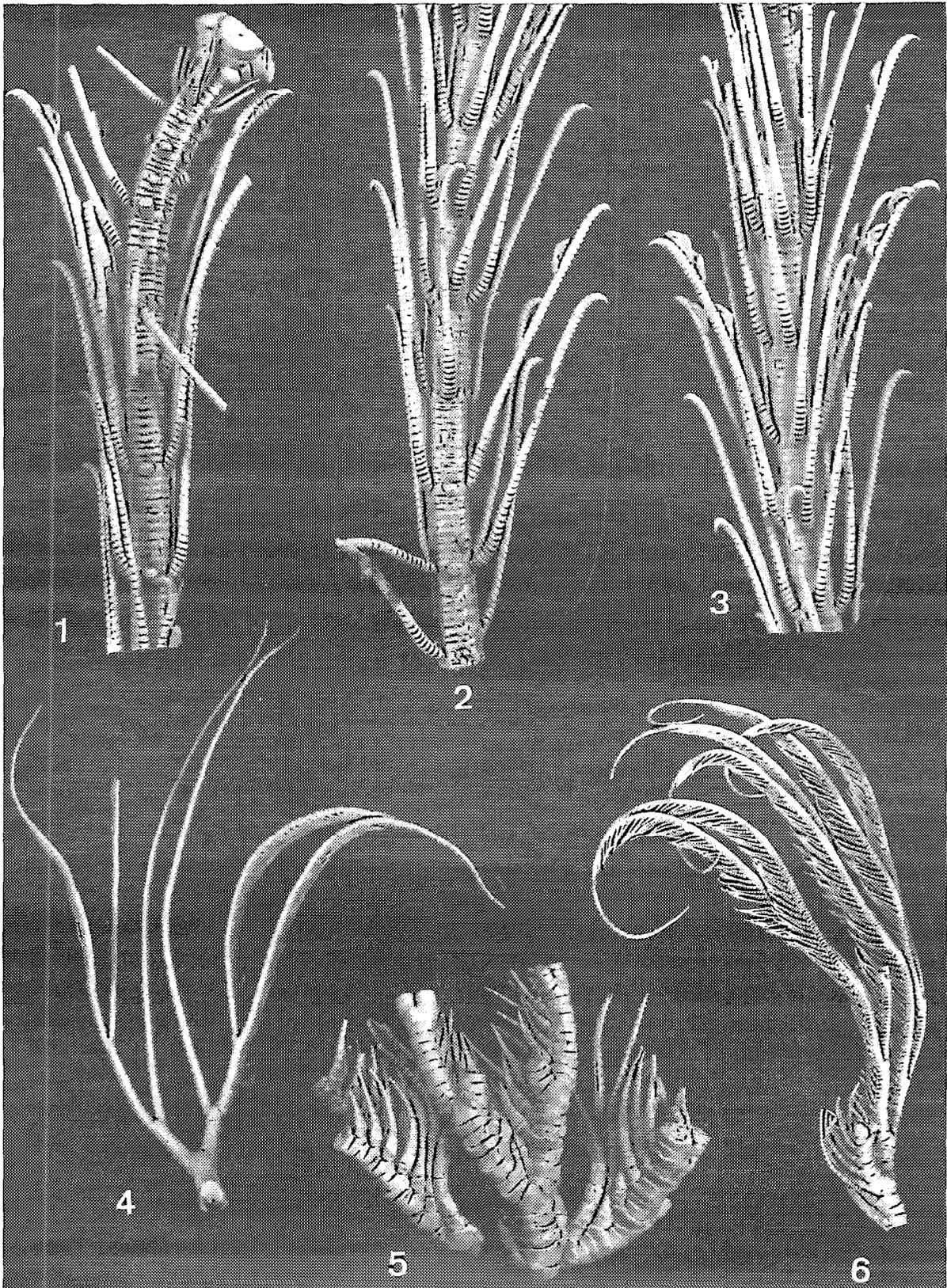
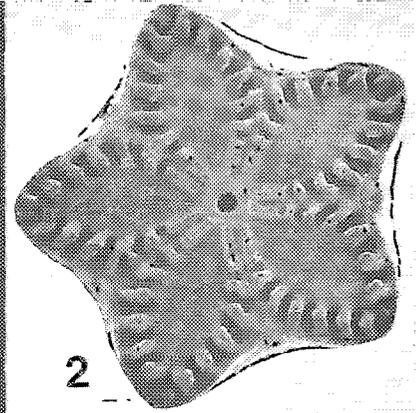
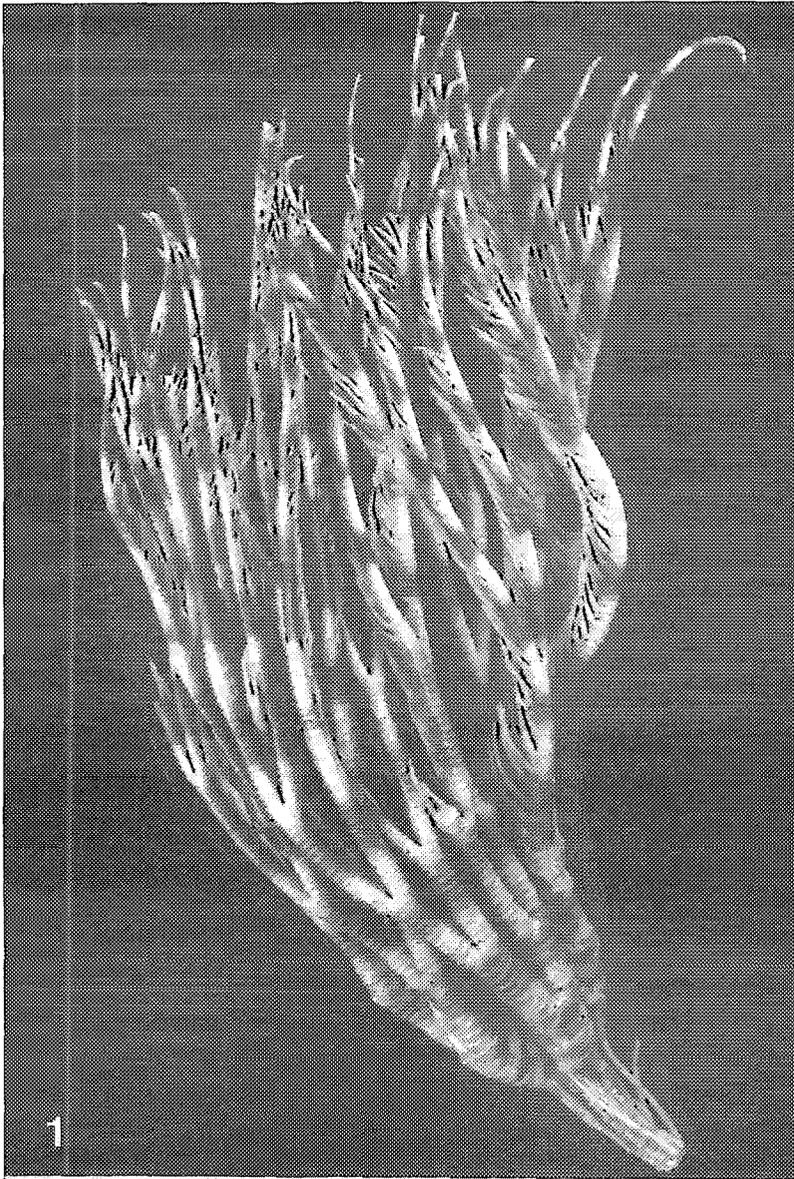


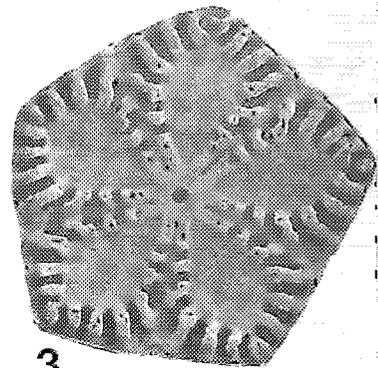
PLANCHE VI

Metacrinus interruptus, spécimen 3

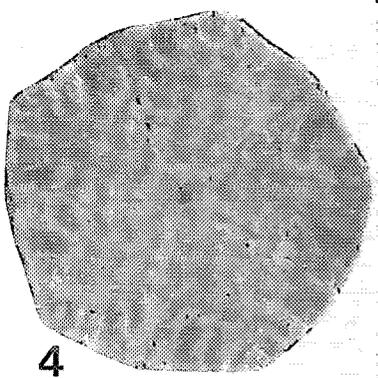
1 : Couronne et partie proximale du pédoncule, $\times 0,8$; **2** : Symplexie au niveau du dixième internode, $\times 9$; **3** : Symplexie plus distale, $\times 9$; **4** : Synostose distale, $\times 9$; **5** : Réseau d'une zone pétaloïde, $\times 600$; **6** : Même réseau au niveau d'une grosse maille de la zone centrale de l'aréola, $\times 600$; **7** : Canal axial de la synostose de la fig. 4, $\times 125$.



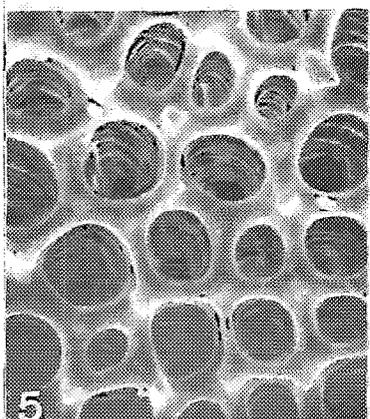
2



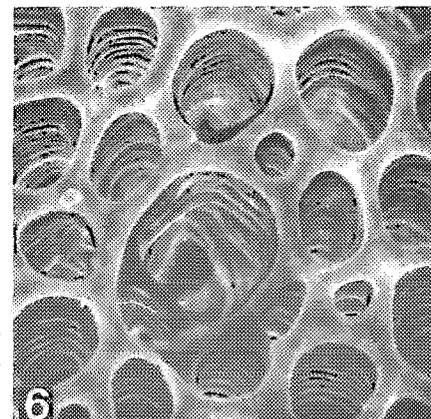
3



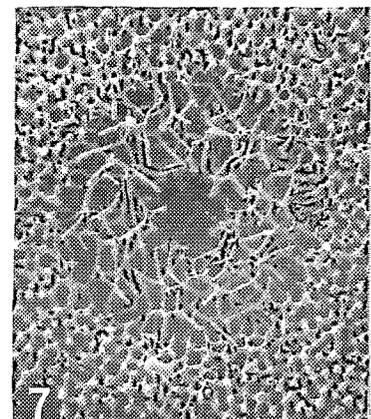
4



5



6



7

PLANCHE VII

Metacrinus interruptus, pédoncule

1 : Spécimen 5, symplexie proximale, $\times 8$; **2** : Spécimen 2, symplexie au niveau du seizième internode, $\times 8$; **3** : Même spécimen, synostose proximale, $\times 8$; **4** : Même articulation, $\times 20$; **5** : Spécimen 5, symplexie distale, $\times 10$; **6** : Même spécimen, synostose distale, $\times 10$; **7** : Même articulation, épaissement secondaire du réseau synostosal, $\times 600$; **8** : Même articulation que figure 3 et 4, épaissement secondaire du réseau synostosal (réseau syzygial) soulignant les orientations cristallographiques, $\times 600$; **9** : Détail de la précédente, $\times 1250$; **10** : Holotype, collection du British Museum, synostose, $\times 10$; **11** : Même spécimen, même articulation, canal axial, $\times 125$; **12** : Même spécimen, ornementation latérale d'une internodale, $\times 12$; **13** : Spécimen 5, vue latérale d'une nodale, $\times 15$.

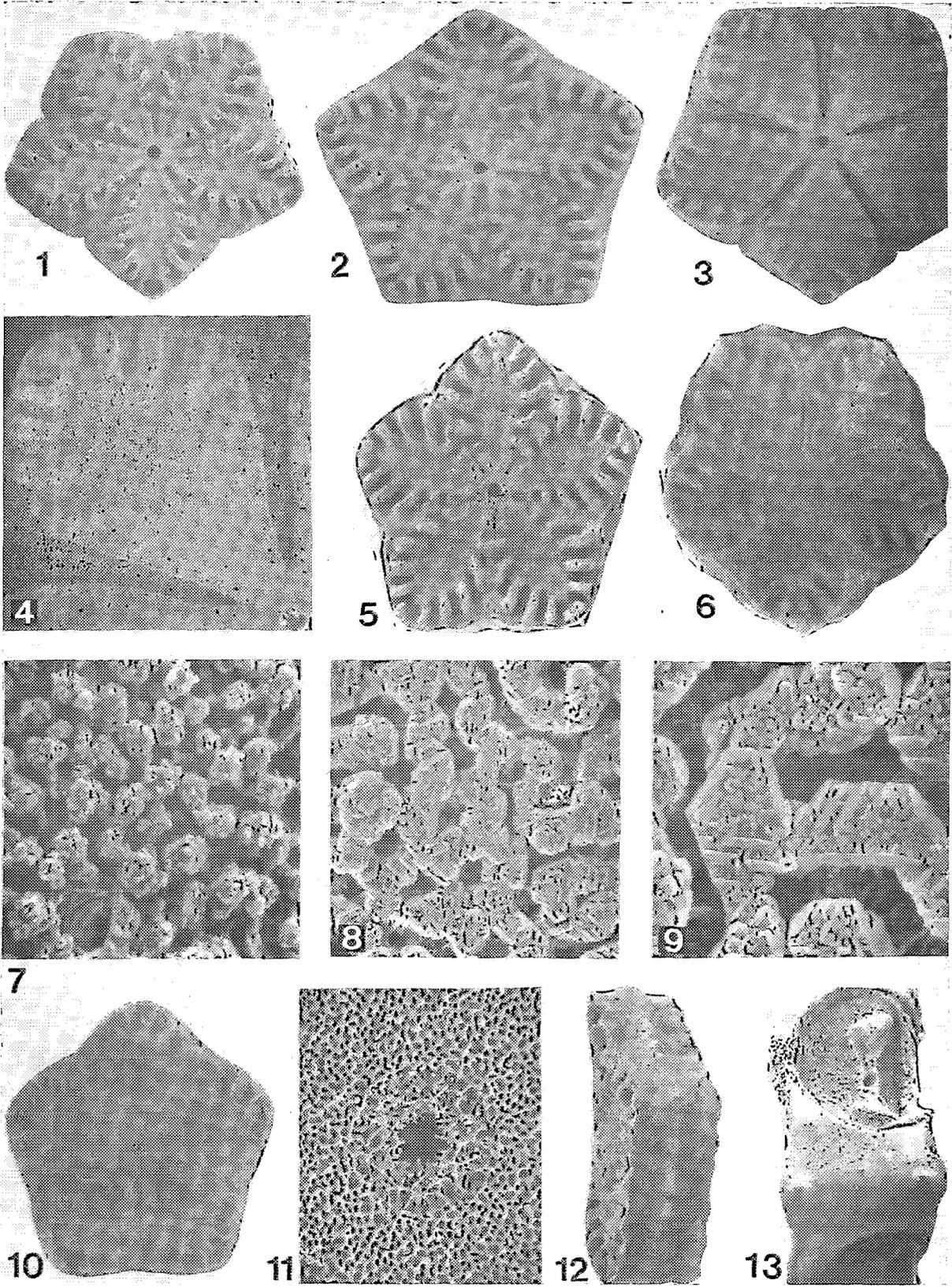
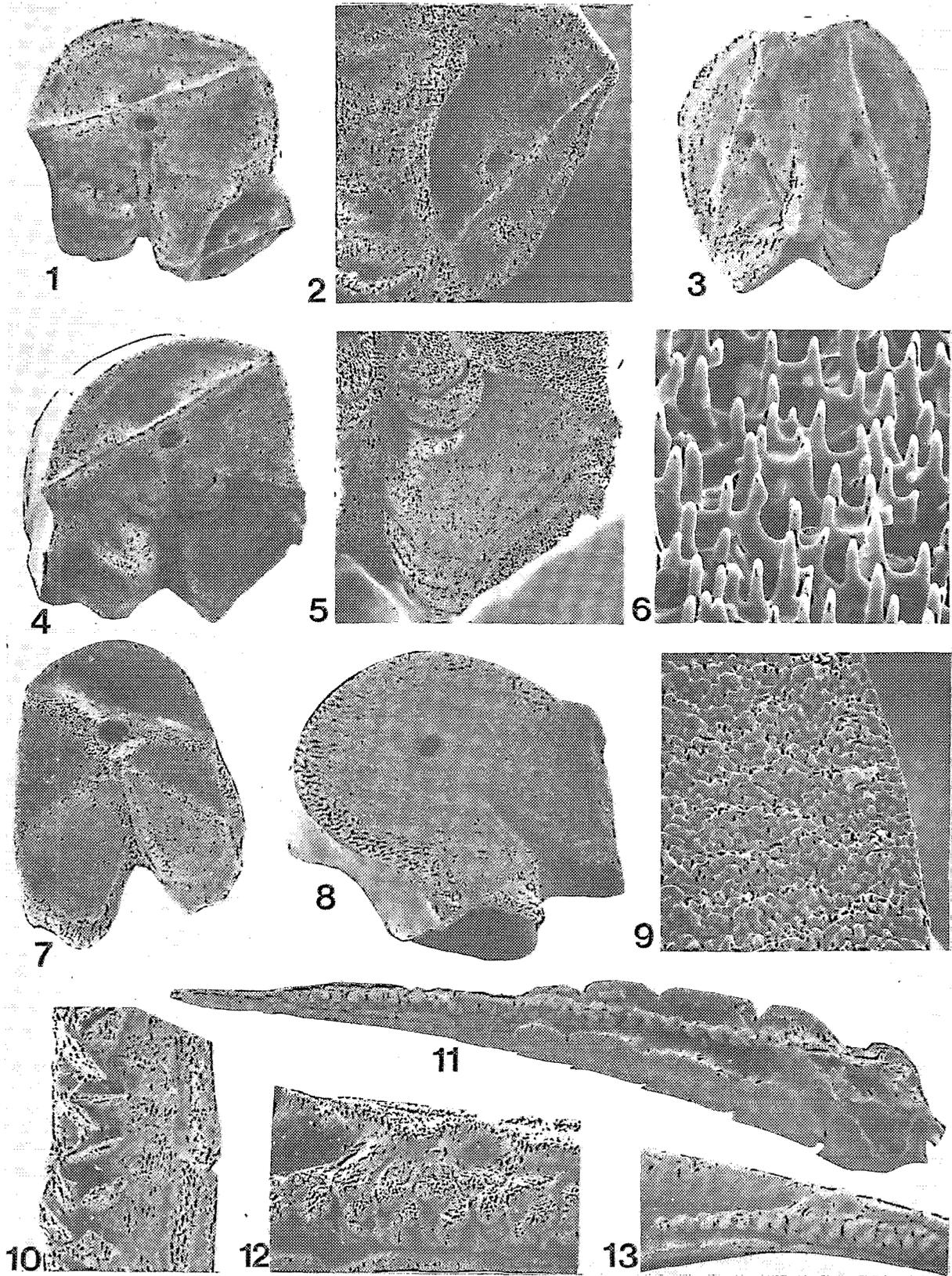


PLANCHE VIII

Melacrinus interruptus

1 : Spécimen 2, synarthrie I Br, facette distale, $\times 7$; **2** : Même articulation, synarthrie d'insertion de la pinnule, $\times 20$; **3** : Même spécimen, face distale de II Br ax., $\times 8$; **4** : Spécimen 5, synarthrie II Br, facette proximale, $\times 10$; **5** : Même articulation, aire musculaire, $\times 20$; **6** : Même articulation, surface de l'aire musculaire, apophyses d'insertion des fibres musculaires, $\times 600$; **7** : Spécimen 2, synarthrie IV Br, $\times 20$; **8** : Spécimen 5, synostose II Br, 3+4, $\times 10$; **9** : Même articulation, esquisse de réseau syzigial à la périphérie, $\times 125$; **10** : Spécimen 2, pinnule, côté distal de la partie médiane, plaques ambulacraires, $\times 60$; **11** : Spécimen 5, pinnule complète, $\times 12$; **12** : Même spécimen autre pinnule, partie proximale, plaques ambulacraires, $\times 30$; **13** : Même pinnule, $\times 12$.



PLANCIE IX

Metacrinus interruptus, pinnules

1 : Spécimen 5, partie médiane de pinnule, $\times 40$; **2** : Même spécimen, plaques ambulacraires, $\times 120$; **3** : Même spécimen, surface d'une plaque ambulacraire, $\times 600$; **4** : Même spécimen, synarthrie proximale d'un second article de pinnule avec sa crête fulcrale transverse, $\times 40$; **5** : Même article, synarthrie distale, $\times 40$; **6** : Même articulation, corbeille d'insertion musculaire, $\times 120$; **7** : Même spécimen, synarthrie plus distale, $\times 40$; **8** : Même articulation, canal axial et crête fulcrale naissante, $\times 120$; **9** : Même articulation, corbeille d'insertion musculaire, $\times 400$; **10** : Même article, face latérale avec la carène la séparant de la face dorsale, $\times 250$; **11** : Même spécimen, synarthrie proximale, apophyses d'une corbeille d'insertion musculaire, $\times 600$; **12** : Même articulation avec les fibres musculaires s'insérant sur les apophyses, $\times 600$.

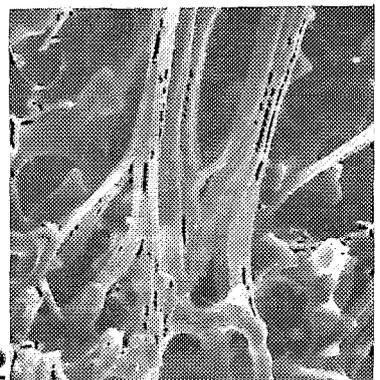
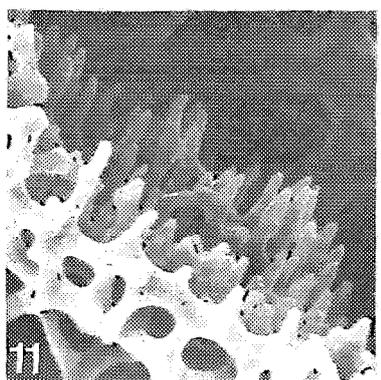
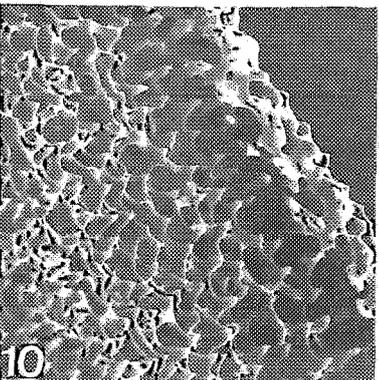
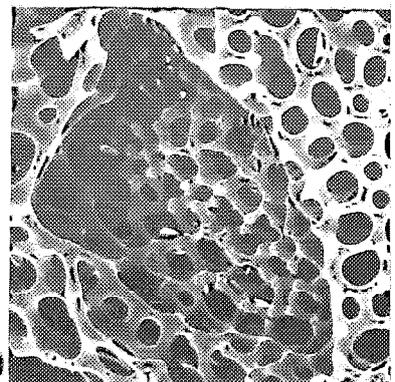
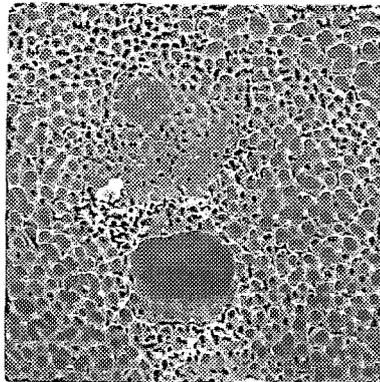
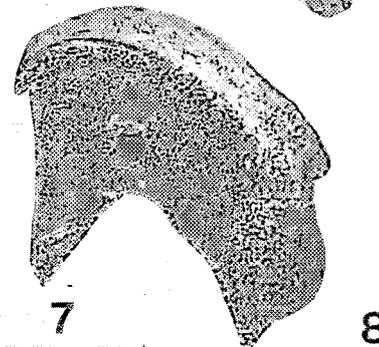
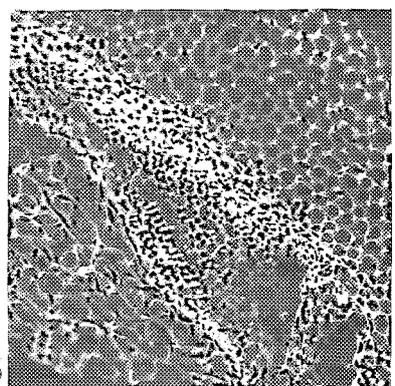
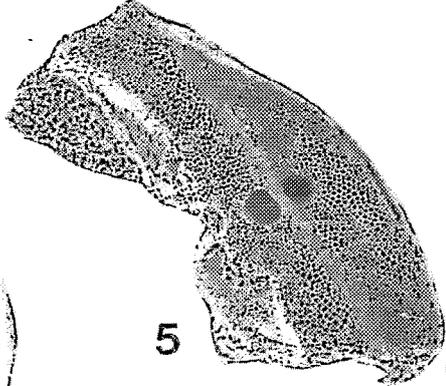
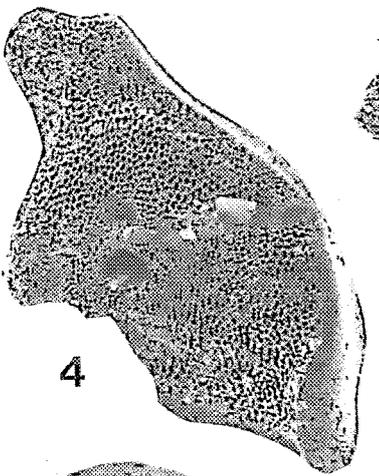
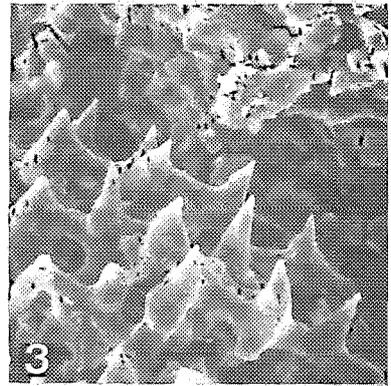
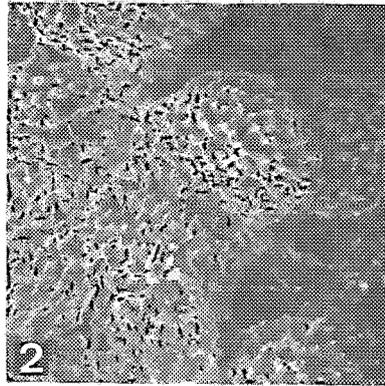
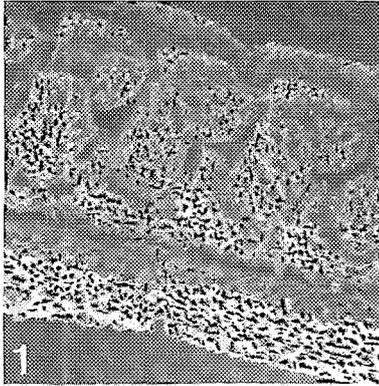


PLANCHE X

Metacrinus musortomae

1 : Spécimen 5, pédoncule et coupe dorsale, $\times 0,6$; **2** : Spécimen 6, pédoncule, $\times 0,6$; **3** : Spécimen 4, $\times 0,4$; **4** : Même spécimen, partie proximale du pédoncule et couronne, $\times 1$; **5** : Spécimen 2, partie proximale du pédoncule et base de la couronne, $\times 1$; **6** : Même spécimen, fragment de bras, $\times 0,5$; **7** : Même spécimen, fragment distal du pédoncule, $\times 1$; **8** : Spécimen 5, tronc brachial, $\times 0,7$.

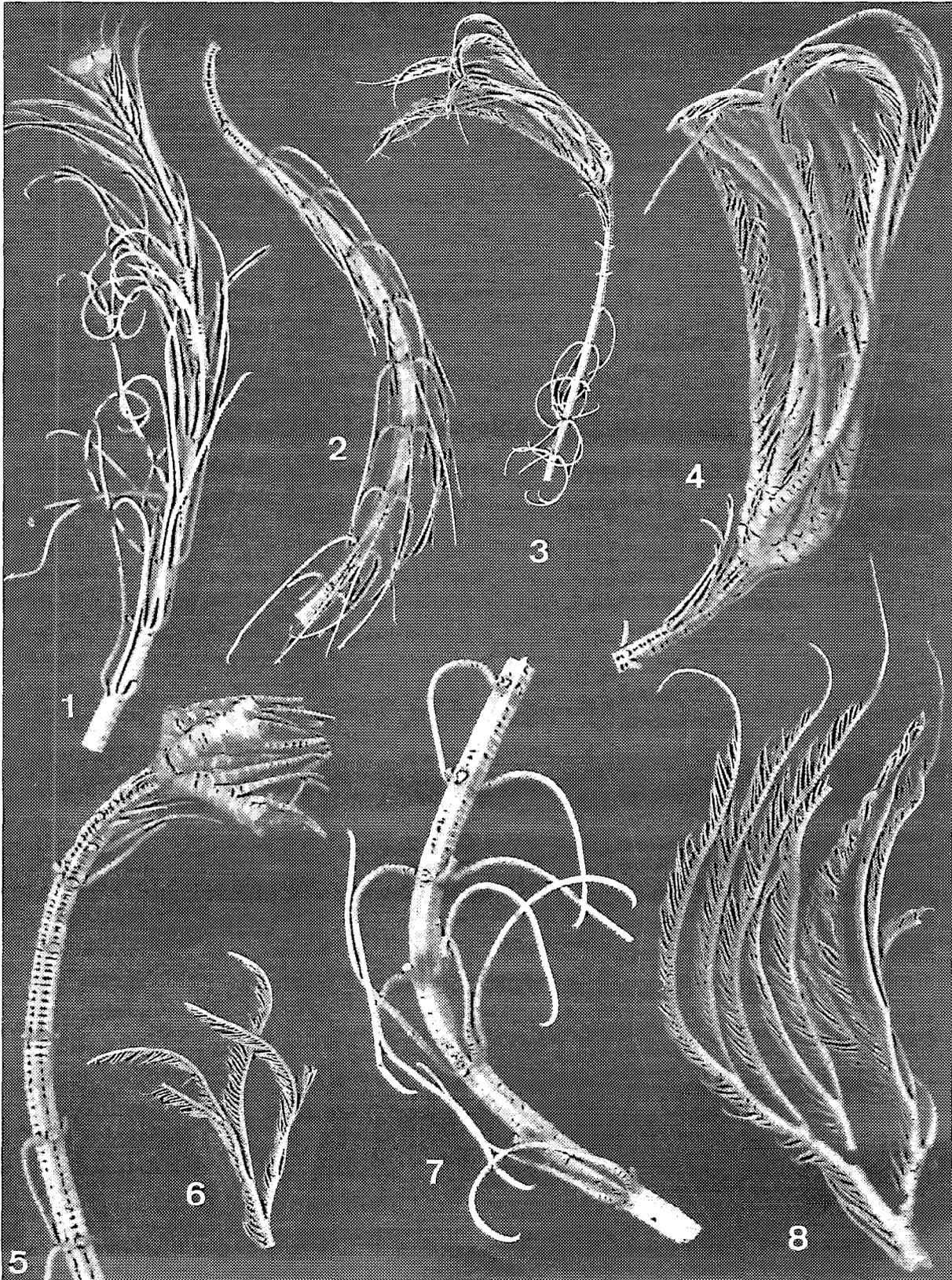


PLANCHE XI

Metacrinus musorstomae, pédoncule

1 : Spécimen 2, symplexie, $\times 10$; **2** : Même articulation, zone pétaloïde, $\times 25$; **3** : Même articulation, grosses mailles au sein du réseau α d'une zone pétaloïde, $\times 300$; **4** : Même spécimen, synostose, $\times 9$; **5** : Spécimen 4, symplexie, zone pétaloïde, $\times 30$; **6** : Même spécimen, synostose, canal axial, $\times 100$; **7** : Spécimen 5, synostose, canal axial, $\times 125$; **8** : Même spécimen, même articulation, $\times 8$; **9** : Même spécimen, symplexie, $\times 8$; **10** : Spécimen 6, symplexie, $\times 9$; **11** : Même spécimen, synostose, $\times 9$; **12** et **13** : Même spécimen, nodale, faces latérales avec insertions des cirres $\times 12$ (fig. 12), $\times 9$ (fig. 13).

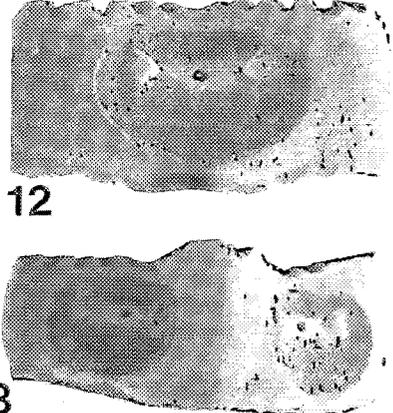
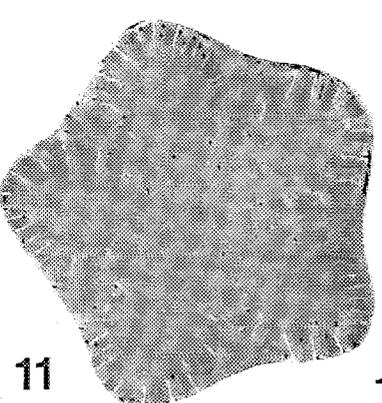
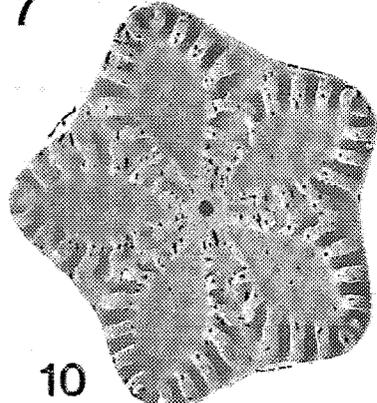
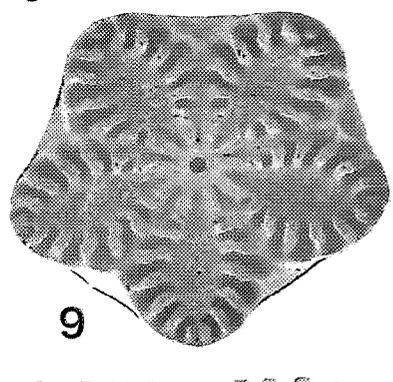
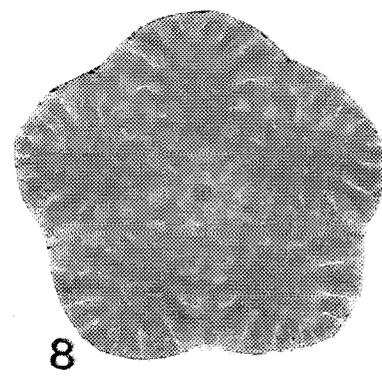
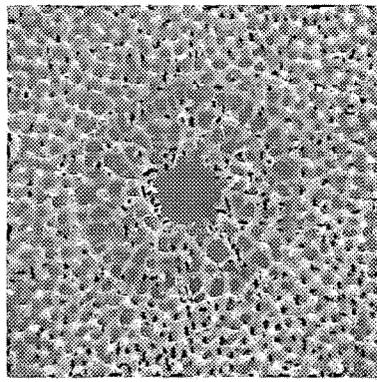
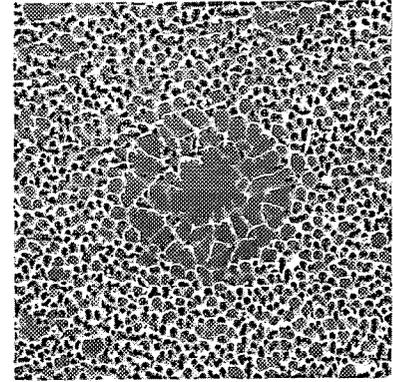
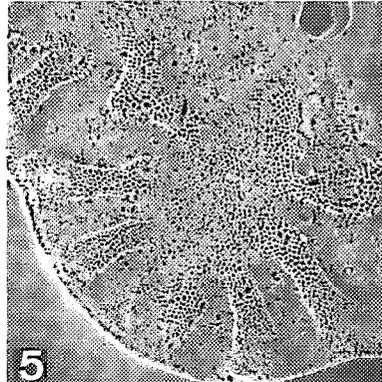
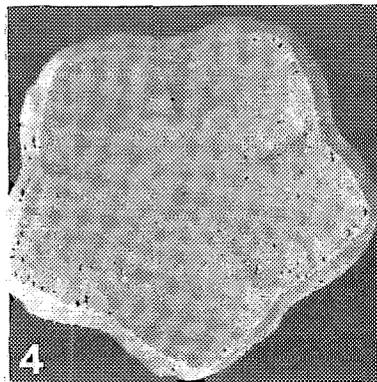
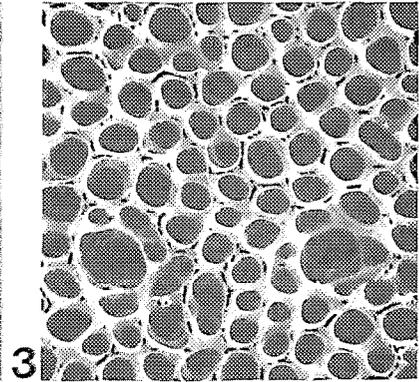
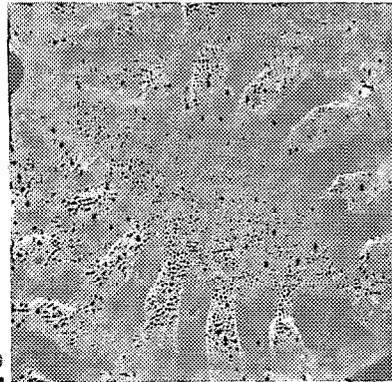
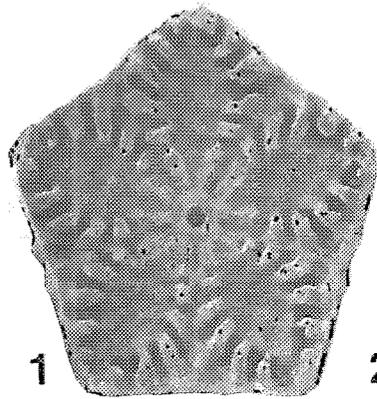


PLANCHE XII

Metacrinus musostomae, spécimen 2

1 : Face distale de II Br ax., $\times 18$; **2** : Synarthrie de II Br, $\times 18$; **3** : Môme articulation, aire musculaire et insertion de la pinnule, $\times 30$; **4** : Synostose II Br 3+4, $\times 15$; **5** : Faisceaux de fibres musculaires s'insérant sur les corbeilles musculaires d'une articulation entre deux articles proximaux de pinnule, $\times 90$; **6** : Môme articulation, corbeille musculaire dégagée des fibres organiques, $\times 120$; **7** : Article proximal de pinnule, vue latérale interne, $\times 60$; **8** : Môme articulation, stéréome avec légers épaisissements secondaires de calcite, $\times 600$; **9** : Môme réseau, $\times 5000$; **10** : Pinnule, parties médianes et distales, $\times 12$; **11** : Môme pinnule, partie médiane, $\times 30$; **12** : Môme secteur, plaques ambulacraires, $\times 60$; **13** : Pinnule, synarthrie, partie médiane, $\times 60$; **14** : Pinnule, synarthrie, partie distale. $\times 60$.

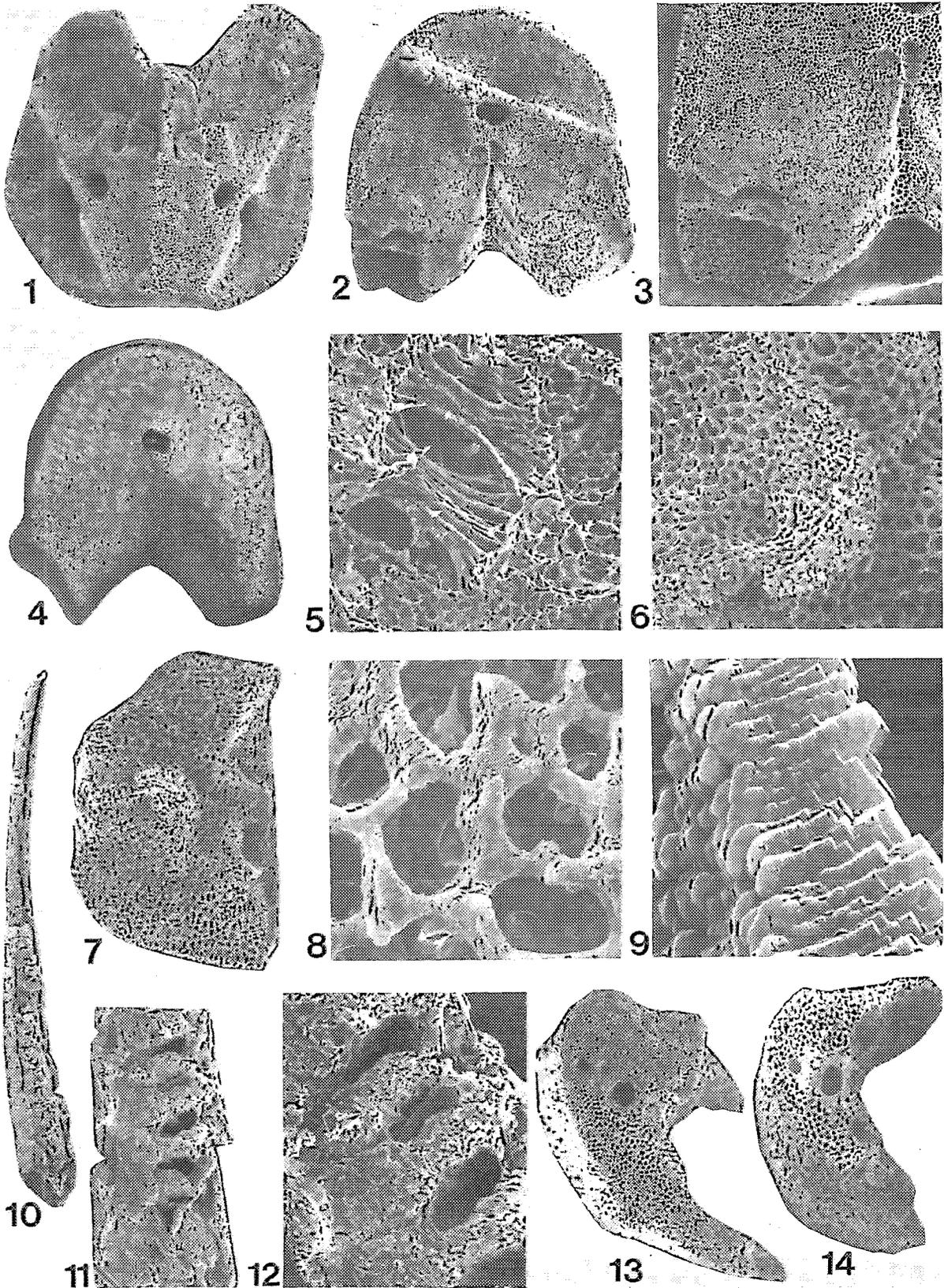


PLANCHE XIII

Melacrinus serratus

1 : Spécimen 1, partie proximale du pédoncule et coupe dorsale, $\times 1,5$; **2** : Même spécimen, $\times 0,5$; **3** : Spécimen 2, $\times 0,5$; **4** : Spécimen 1, partie distale du pédoncule, $\times 1,2$; **5** : Tronc brachial ayant subi plusieurs régénérations une branche étant au tout début de sa régénération (flèche), $\times 1$; **6** : Synostose II Br 3+4, $\times 30$; **7** : Même articulation, $\times 12$; **8** : Synarthrie de II Br, $\times 12$; **9** : Axillaire II Br, ax., $\times 12$; **10** : Synarthrie de IV Br, $\times 12$; **11** : Même articulation autour du canal axial, $\times 30$.

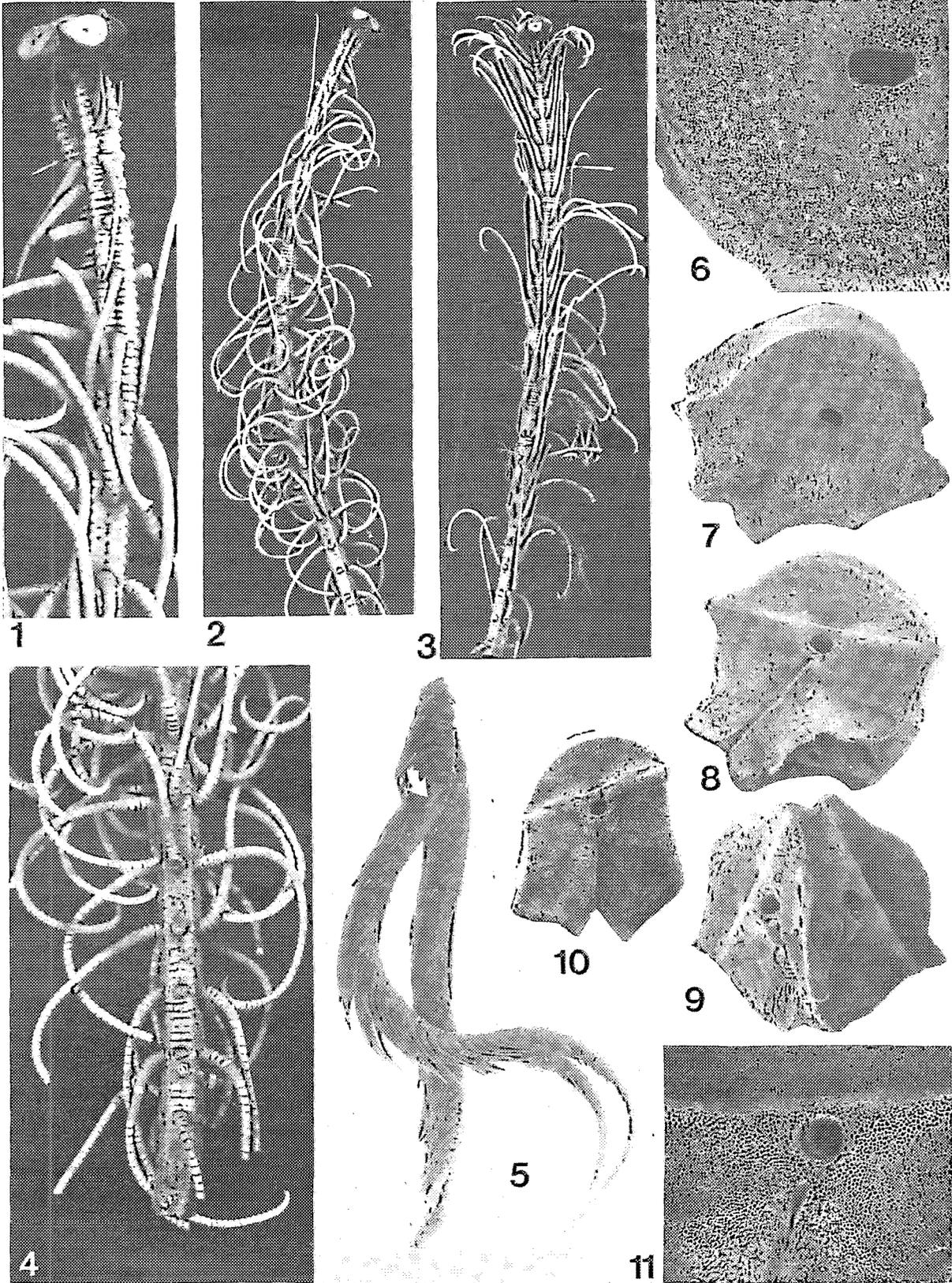


PLANCHE XIV

Metacrinus serratus

1 : Spécimen 1, symplexie du pédoncule, $\times 8$; **2** : Même spécimen, synostose du pédoncule, $\times 8$; **3** : Même articulation, canal axial, $\times 125$; **4** : Même spécimen, synostose totalement ankylosée d'une nodale distale, réseau au niveau du crenularium, $\times 60$; **5** : Même articulation, réseau obstruant le centre du canal axial, $\times 400$; **6** : Même articulation, canal axial abstrué, $\times 125$; **10** : Spécimen 2, nodale, vue latérale, insertion de cirre, $\times 12$; **11** : Pinnule, partie médiane, $\times 60$; **12** : Pinnule, synarthrie, partie distale, $\times 60$; **13** : Même article de pinnule, face latérale, $\times 500$.

Metacrinus costatus, holotype

7 : Symplexie du pédoncule, $\times 12$; **8** : Synostose du pédoncule, $\times 12$; **9** : Même articulation, canal axial, $\times 100$.

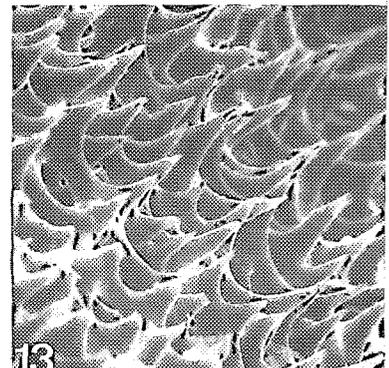
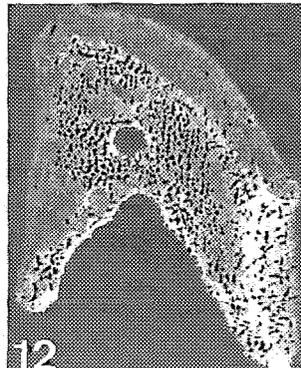
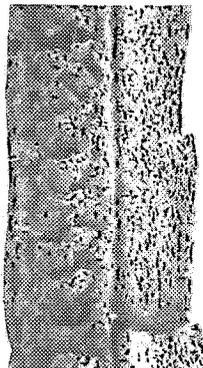
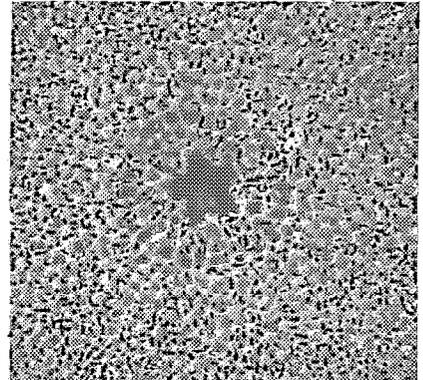
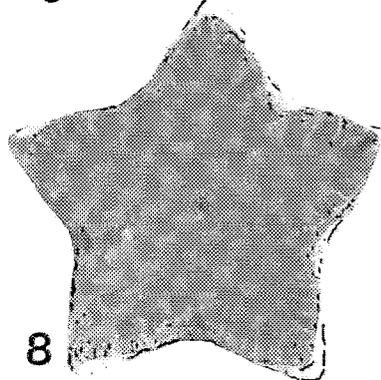
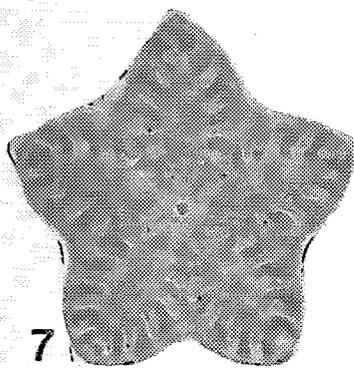
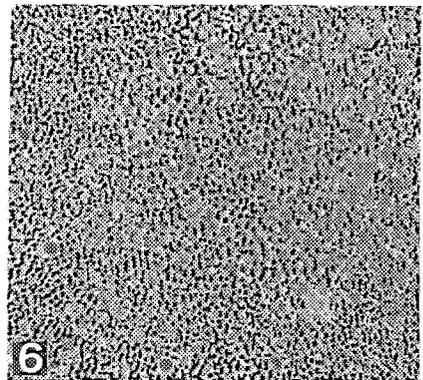
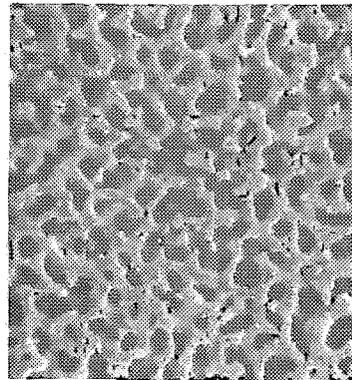
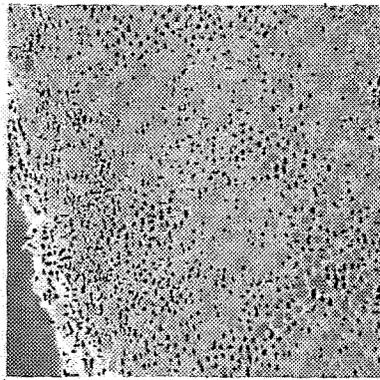
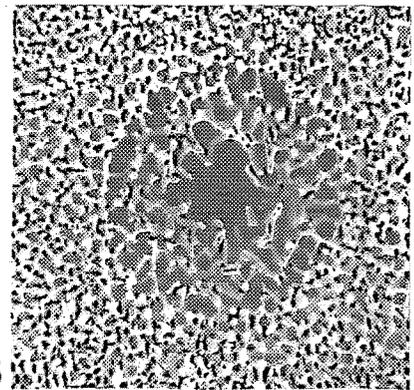
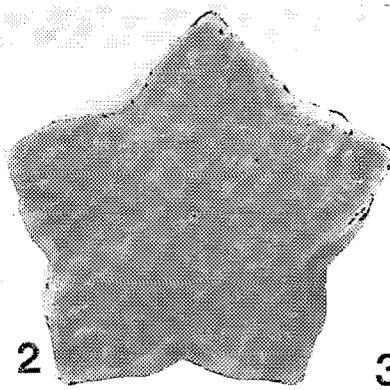
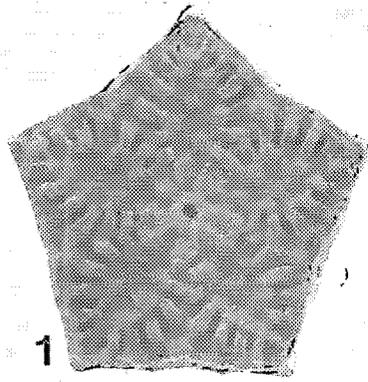


PLANCHE XV

Saracrinus cingulatus, holotype

1 : Symplexie du pédoncule, ×8; **2** : Synostose du pédoncule, ×12; **3** : Même articulation, canal axial, ×125.

Saracrinus angulatus, paratype

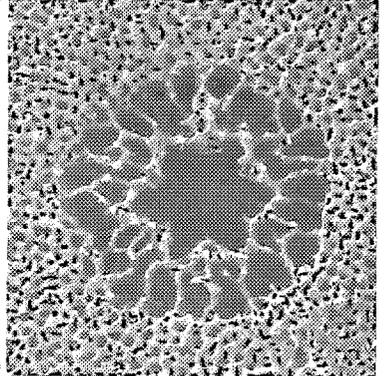
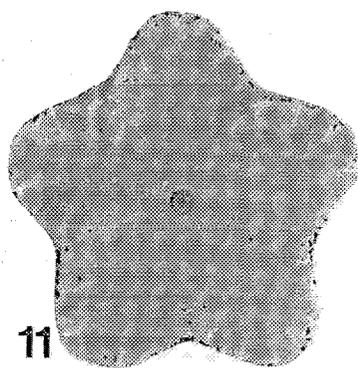
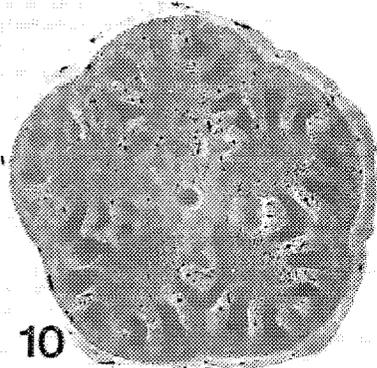
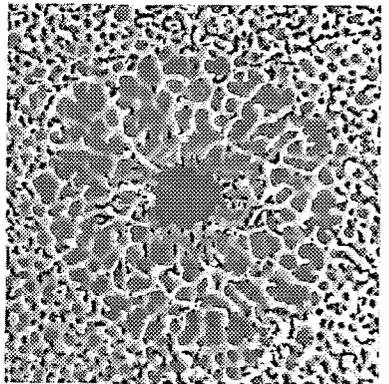
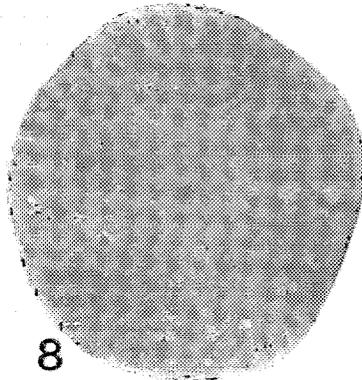
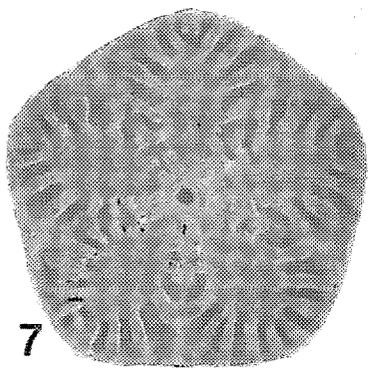
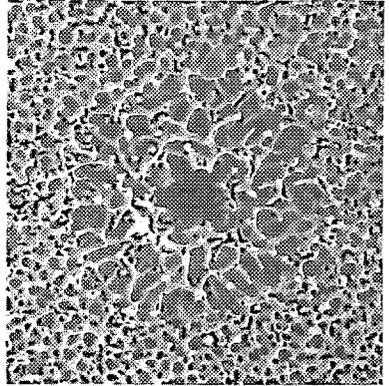
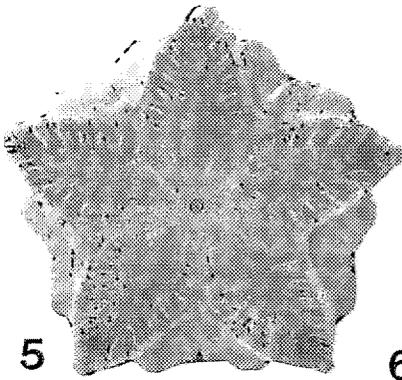
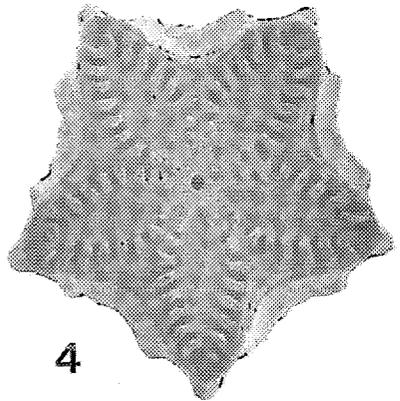
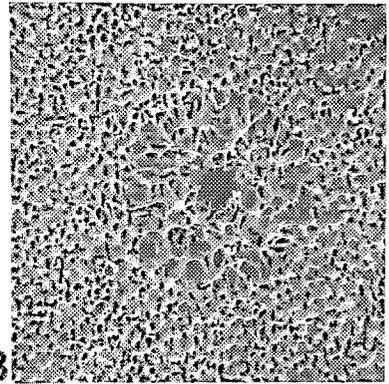
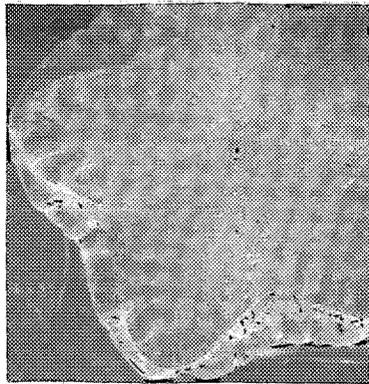
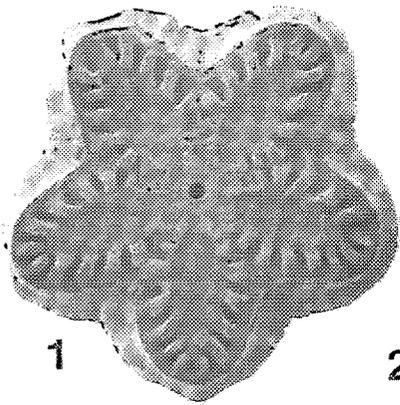
4 : Symplexie du pédoncule, ×8; **5** : Synostose du pédoncule, ×8; **6** : Même articulation, canal axial, ×125.

Metacrinus rotundus, B.M. 1921, 10-4-43-48

7 : Symplexie du pédoncule, ×8; **8** : Synostose du pédoncule, ×8; **9** : Même articulation, canal axial, ×100.

Metacrinus moseleyi, holotype, interprété ici comme un jeune *Metacrinus wyvillei*

10 : Symplexie du pédoncule, ×18; **11** : Synostose du pédoncule, ×18; **12** : Même articulation, canal axial, ×200.



APPENDICE

Liste préliminaire des Comatules

(Identification : D. B. MACURA Jr.*)

Station 18 : fragments de Comasteridae et d'Antedonidae.	<i>Neometra</i> cf. <i>alecto</i> .
Station 24 : 1 Antedonidae (spec. A).	Thalassometridae.
Station 27 : <i>Comatella maculata</i> .	Station 58 : <i>Comanthus parvicirrus</i> ?
Station 35 : <i>Comatella</i> sp.	<i>Axymetra finschi</i> .
Station 42 : <i>Glyptometra investigatoris</i> .	Station 60 : Charitometridae (spec.).
Station 45 : 1 Antedonidae.	Comasteridae (spec.).
Station 49 : <i>Alelecrinus wyvilli</i> .	<i>Daidalometra arachnoides</i> .
Station 55 : 1 Antedonidae (spec. A).	<i>Daidalometra nana</i> .
Station 56 : 1 espèce de Comasteridae.	<i>Dorometra</i> sp. ?
Station 57 : <i>Comanthus parvicirrus</i> ?	<i>Neometra alecto</i> .
<i>Comatula pectinata</i> .	Station 62 : <i>Capillaster gracillicirra</i> .
<i>Daidalometra arachnoides</i> .	Station 63 ?
	Station 73 : <i>Capillaster mullibrachiatus</i> .

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARPENTER, P. H., 1884. — Crinoidea. I The stalked crinoids. *Rep. Challenger exped.*, Zool., London, **11**, 32 : 1-440, 62 pl., 21 text. fig.
- CARPENTER, P. H., 1885. — On three new species of the genus *Melacrinus*. *Trans. Linn. Soc.*, London, 2001., **2**, 2 : 435-444, 3 pl.
- CHANG, F. Y. et LIAO, Y. L., 1963. — On the recent stalked crinoids of China. *Acta Zool. Sinica*, **15**, 2 : 282-290, 2 pl.
- CLARK, A. H., 1908a. — Infrabasals in recent genera of the crinoid family Pentacrinidae. *Proc. U.S. Natn. Mus.*, **33** : 671-676, 8 fig.
- CLARK, A. H., 1908b. — Preliminary notice of a collection of recent crinoids from the Philippine islands. *Smithsonian Misc. Coll.*, Washington, **52** : 199-234.
- CLARK, A. H., 1908c. — The nomenclature of the recent crinoids. *Proc. U.S. Natn. Mus.*, **34** : 435-542.
- CLARK, A. H., 1909. — New recent crinoids from the Indian Ocean. *Proc. biol. Soc. Washington*, **22** : 75-86.
- CLARK, A. H., 1912. — Echinodermata of the Indian Museum. Crinoidea. *Calcutta*, **7** : 1-325, 61 fig.
- CLARK, A. H., 1923. — A revision of the recent representatives of the Crinoid family Pentacrinidae, with the diagnoses of two new genera. *J. Wash. Acad. Sci.*, **13** : 8-12.
- CLARK, A. H., 1932. — On some recent crinoids collected by the Cableship « The Cable » off Madras, and off Lombok and Timor, Lesser Sunda Islands. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **10** : 378-392, pl. 13-15.
- CLARK, H. L., 1916. — Report on the Sea lilies, Starfishes, Brittle stars and Sea urchins. *Biol. Res. Fish. exp. F.I.S. « Endeavour »*, Sidney, **4**, 1 : 1-123, 11 text. fig., 44 pl.
- DÖDERLEIN, L., 1907. — Die gestielten Crinoiden der Siboga Expedition, *Siboga Exped.*, Leiden, **42a** : 1-25, 12 text. fig., 23 pl.
- DÖDERLEIN, L., 1912. — Die gestielten Crinoiden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Deutschen Tiefsee Exped. « Valdivia »*, **17**, 1 : 1-34, 9 text. fig., 12 pl.
- FORTIER, A., 1974. — Mécanique des fluides. *Techniques de l'ingénieur*, Paris, A 700a : 1-78, 47 fig.
- GISLEN, T., 1922. — The Crinoids from Dr S. Bock's expedition to Japan. *Nov. Acta R. Soc. Upps.*, **4**, **5** : 1-184, 2 pl.
- GISLEN, T., 1924. — Echinoderm studies. *Zool. Bidr. Upps.*, **9** : 1-316, 355 fig.
- GISLEN, T., 1927. — Japanese crinoids. *Vidensk. Meddr. dansk. Naturh. Foren.*, **83** : 1-69, 80 text. fig. 2 pl.
- GISLEN, T., 1942. — On a young specimen of *Melacrinus rotundus*. *Kung. fysiogr. sall.*, **11** : 3-6.

* Museum of Paleontology, University of Michigan, Ann Harbor, Michigan 48109.

- GUETTARD, 1761. — Mémoire sur les encrinites et les pierres étoilées dans lequel on traitera aussi des Entroques. *Mém. Acad. R. Sci.*, Paris, 1755, part 1 : 224-263, 3 pl. ; part. 2 : 318-354, 3 pl.
- Hess, H., 1975. — Die fossilen Echinoderm des Schweizer Juras. *Naturh. Mus. Basel*, **8** : 1-130, 57 fig. 48 pl.
- KLIKUSHIN, V. G., 1977. — Crinoïdes pédonculées du genre *Isselicrinus*. *J. Paléont., Acad. Sci. URSS*, **1** : 87-95. (en russe).
- MAC KNIGHT, D. G., 1973. — Stalked crinoïds from the New Zealand region *N.Z.O.I. Records*, Wellington, **1**, 14 : 199-210, 3 fig.
- MACURDA, D. B., et MEYER, D. L., 1974. — Feeding posture of modern stalked crinoïds (Echinodermata). *Nature*, London, **247** : 394-396, 1 fig.
- MACURDA, D. B. et MEYER, D. L., 1975. — The microstructure of the Crinoïd endoskeleton. *Paleont. Contr. Univ. Kansas*, **74** : 1-22, 30 pl.
- MACURDA, D. B. et MEYER, D. L., 1976. — The identification and interpretation of stalked Crinoïds (Echinodermata) from deep-water photographs. *Bull. Mar. Sci.*, **26** : 205-215, 4 fig.
- MACURDA, D. B. et ROUX, M. (à paraître). The skeletal morphology of the Isocrinid Crinoïds *Annacrinus wyvillethomsoni* and *Diplocrinus maclearanus*.
- MEYER, D. L., MESSING, C. G. et MACURDA, D. B., 1978. — Zoogeography of tropical western atlantic Crinoïdea (Echinodermata). *Biol. res. Univ. Miami Deep-sea exped., Bull. Mar. Sci.*, **28** (3) : 412-441, 12 fig.
- MOORE, R. C. et VOKES, H. E., 1953. — Lower tertiary Crinoïds from Northwestern Oregon. *Geol. Survey Prof. pap.*, 233, E : 113-145, fig. 27 à 39, pl. 14 à 24.
- NICHOLS, D. et CURREY, J. D., 1968. — The secretion, structure and strenght of Echinoderm calcite. in *Cell structure and its Interpretation*, Edward Arnold (Edit.) London, **20** : 251-261, 5 fig.
- NISSEN, H. U., 1969. — Crystal orientations and plate structure in echinoïds skeletal units. *Science*, **166** : 1150-1152, 2 fig.
- RASMUSSEN, H. W., 1961. — A monograph of the cretaceous Crinoïdea. *K. dansk. Vidensk. Selsk. Skr.*, **12**, 1 : 1-428, 60 pl.
- RASMUSSEN, H. W., 1972. — Lower tertiary Crinoïdea, Asteroïdea Ophiuroïdea from Northern Europe and Greenland. *K. dansk. Vidensk. Selsk. Skr.*, **19**, 7 : 1-83, 5 text. fig., 14 pl.
- RASMUSSEN, H. W., 1977. — Function and attachment of the stem in Isocrinidae and Pentacrinidae : a review and interpretation. *Lethaia*, **10** : 51-57, 2 fig.
- ROUX, M., 1970. — Introduction à l'étude des microstructures des tiges de Crinoïdes. *Géobios*, Lyon, **3** : 79-98, 7 text. fig., 3 pl.
- ROUX, M., 1974. — Les principaux modes d'articulation des ossicules du squelette des Crinoïdes pédonculés actuels, Observations microstructurales et conséquences pour l'interprétation des fossiles. *C.R. hebdom. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, **278** : 2015-2018, 4 fig.
- ROUX, M., 1975. — Microstructural analysis of the Crinoïd stem. *Paleont. Contr. Univ. Kansas*, **75** : 1-7, 5 text. fig., 2 pl.
- ROUX, M., 1976. — Aspects de la variabilité et de la croissance au sein d'une population de la Pentacrine actuelle. *Annacrinus wyvillethomsoni* Jeffreys (Crinoïdea). *Thalassa Yugosl.*, **12**, 1 : 301-313, 10 fig.
- ROUX, M., 1977. — The stalk-joints of Recent Isocrinidae (Crinoïdea). *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zool.*, **32**, 3 : 45-64, 20 text. fig., 4 tabl.
- ROUX, M., 1978. — Ontogénèse, variabilité et évolution morphofonctionnelle du pédoncule et du calice chez les Millericrinida (Echinodermes, Crinoïdes) *Géobios*, Lyon, **11** : 2 : 29-52, 15 text. fig., 2 pl.
- ROUX, M. et MONTENAT, C., 1977. — Sites à Crinoïdes pédonculés et bathymétrie des bassins messiniens dans les Cordillères bétiques orientales (Espagne méridionale). *Bull. Soc. Géol. France*, **19**, 2 : 405-416, 6 text. fig., 1 pl.
- ROUX, M. et PLAZIAT, J. C., 1978. — Inventaire des Crinoïdes et interprétation paléobathymétrique des gisements du Paléogène pyrénéen franco-espagnol. *Bull. Soc. Geol. France*, (7), **XX**, 3 : 299-308, 6 fig.
- TOWE, K. M., 1967. — Echinoderm calcite : Single crystal or polycrystalline aggregate. *Science*, **157** : 1048-1050, 8 fig.